FESTSCHRIFT

ZUR

FEIER DES 25 JÄHRIGEN BESTEHENS

DER

DEUTSCHEN BOTANISCHEN GESELLSCHAFT.

GEGRÜNDET AM 17. SEPTEMBER 1882.

GLEICHZEITIG

BAND XXVI

DER

BERICHTE DER DEUTSCHEN BOTANISCHEN GESELLSCHAFT.

MIT 19 TAFELN UND 58 TEXTFIGUREN.

BERLIN,
GEBRÜDER BORNTRAEGER,
1908.

Vorwort.

Angesichts der bevorstehenden Feier des 25jährigen Bestehens der Deutschen Botanischen Gesellschaft beschloss der Vorstand, am 9. Februar 1906 eine Festschrift herauszugeben, deren Umfang auf etwa 20 Bogen Text und 20 Tafeln veranschlagt wurde. Bei der im Anschlusse an die Einladung zur Marburger Generalversammlung im April-Hefte 1906 veröffentlichten Aufforderung zur Einsendung von Manuskripten wurde es als wünschenswert bezeichnet, dass der Jubiläumsband nur grössere Arbeiten von dauerndem Werte, nicht vorläufige Mitteilungen enthalte. Um demselben eine möglichst grosse Verbreitung zu sichern, wurde davon Abstand genommen, ihn als besondere Publikation erscheinen zu lassen; er wurde vielmehr als Band XXVI der Reihe unserer Berichte eingefügt. Nachdem die Drucklegung nunmehr beendet ist, übersenden wir die Festschrift den Mitgliedern mit der Bitte, ihn als Denkmal für das erfreuliche Aufblühen unserer Gesellschaft im ersten Vierteljahrhundert ihres Bestehens freundlich aufnehmen zu wollen.

Berlin, im April 1908.

Der Vorstand.

I. E. Loew: Der Blühvorgang von Colchicum autumnale L. und C. byzantinum Ker-Gawl.

Mit vier Abbildungen im Text.

Eingegangen am 3. Januar 1907.

A. KERNER VON MARILAUN gibt in seinem bekannten Werke über Pflanzenleben[1]) von dem Aufblühen der Herbstzeitlose folgende Schilderung:

„Wer im Herbst über eine Wiese geht, auf welcher die Blüten der genannten Pflanze in allen Entwicklungsstufen zwischen dem Grase emporragen, der wird unschwer den grossen Unterschied in der Länge der Perigonzipfel an jungen und alten Blüten erkennen und kann sich auch leicht von dem oben[2]) dargestellten Zusammenhange dieses Längenunterschieds mit der Autogamie überzeugen. Bei der Herbstzeitlose wird der Vorgang dadurch etwas verworren, dass bei ihr die Heterostylie weit mehr als bei den anderen Giftlilien ins Spiel kommt Es finden sich nämlich langgrifflige, mittelgrifflige und kurzgrifflige Blüten der Zeitlose, die auf einer und derselben Wiese durcheinander wachsen, und die Verlängerung der Perigonzipfel erfolgt bei diesen dreierlei Formen nichts weniger als gleichmässig. Zufolge sorgfältiger Messungen an einem halben Tausend Zeitlosenblüten ergab sich folgendes merkwürdiges Verhältnis. Es verlängern sich in den langgriffligen Blüten die 3 längeren Perigonzipfel um 9, die 3 kürzeren um 12,6 *mm*, in den kurzgriffligen Blüten die längeren Perigonzipfel um 10, die kürzeren um 15 *mm*, und in den mittelgriffligen Blüten die längeren Perigonzipfel um 13,5 *mm*, die kürzeren um 18,5 *mm*.“

---

1) Vgl. Pflanzenleben 2. Bd. (2. Aufl.) Leipzig u. Wien 1898 S. 335.

2) Diese Verweisung bezieht sich auf die vorher beschriebene *Sternbergia lutea*.

A. VON KERNER verweist dann bezüglich der Heterostylie auf einen später folgenden Abschnitt, in dem jedoch die Herbstzeitlose ausser Betracht bleibt. Es wird dagegen noch erwähnt, dass „die Narben der kurzgriffligen Blüten am Schlusse des Blühens nicht nur mit dem an die Perigonzipfel angeklebten Pollen, sondern auch mit den Spitzen der Antheren selbst in Berührung kommen, da bei dieser Form auch die Antherenträger ein entsprechendes Längenwachstum zeigen.“

Diese Darstellung lässt mehrere Punkte im Dunkeln, über die der Leser gern aufgeklärt sein möchte, wie vor allem über die näheren Eigenschaften der drei ungleichgriffligen Formen sowie die Verknüpfung dieser „Heterostylie“ mit den sonstigen Bestäubungseinrichtungen und den Wachstumsvorgängen der *Colchicum*-Blüte. Seitdem ich die oben zitierte Stelle des KERNER'schen Werkes gelesen hatte, bin ich auf meinen Wanderungen in den Bergen Oberbayerns mehrfach bemüht gewesen, die von KERNER geschilderten Vorgänge bei der Herbstzeitlose näher kennen zu lernen, ohne jedoch zunächst zu voller Klarheit über sie gelangen zu können, da an der zitierten Stelle des „Pflanzenlebens“ eine weitere Erläuterung derselben leider nicht gegeben wird.

Zu einer befriedigenderen Auffassung gelangte ich erst vor kurzer Zeit, als ich durch Herrn Prof. O. KIRCHNER Einblick in die von KERNER VON MARILAUN hinterlassenen Zeichnungen und Notizen nehmen konnte, die dieser ausgezeichnete Forscher einst als Material für sein „Pflanzenleben“ gesammelt hatte, und unter denen sich auch sieben auf *Colchicum autumnale* bezügliche Blätter befanden. Nachdem ich die Wichtigkeit dieser Aufzeichnungen erkannt hatte, wendete ich mich an den Besitzer der Papiere, Herrn Professor Dr. VON WETTSTEIN in Wien, mit der Bitte die Notizen KERNERS VON MARILAUN in einem Aufsatze über den Blühvorgang der Herbstzeitlose verwenden und publizieren zu dürfen. Diese Bitte wurde mir seitens des genannten Herrn in liberalster Weise gewährt, und ich bin daher in der Lage, die für eine sachgemässe Auffassung der oben zitierten Stelle des „Pflanzenlebens“ sehr wichtige, aber auch sonst die Kenntnis der *Colchicum*-Blüte erweiternde Original-Untersuchung KERNERS VON MARILAUN an vorliegender Stelle ausführlich mitteilen zu können.

In zweiter Linie werde ich dann die anderweitigen, in der Literatur über das Thema vorhandenen Arbeiten, sowie einige von mir selbst in den letzten Jahren gesammelte Beobachtungsbeiträge mit heranziehen.

KERNER VON MARILAUN untersuchte den Blühvorgang der Herbstzeitlose nach den mir vorliegenden Aufzeichnungen an mehreren aufeinanderfolgenden Tagen — vom 29. August bis 1. September 1873 — zu Trins in Tirol und scheint auch die für die Untersuchung not-

wendigen Messungen dort ausgeführt zu haben.[1]) Von den an genannter Stelle niedergeschriebenen Notizen gebe ich in folgendem alle wichtigen Sätze unter Anführungszeichen im Wortlaut des Originals wieder; nur einige zur Herstellung des Zusammenhangs zwischen den lose aneinander gereihten Einzelnotizen notwendige Einschaltungen habe ich meinerseits hinzugefügt.

„Nektar wird“ — so schreibt A. VON KERNER — „an der (äusseren)[2]) Basis der Filamente von einem orangefarbigen Gewebekörper abgesondert und in einer dicht anschliessenden Rinne an der Basis der Perigonzipfel angesammelt. Derselbe ist in der weit offenen Blüte schlecht geschützt.[3]) Den einzigen Schutz bilden die Filamente selbst, indem diese mit ihrer Basis dicht der genannten Rinne der Perigonzipfel aufliegen. Bemerkenswert ist, dass diese Stelle in allen älteren Blüten mit abgefallenem Pollen bedeckt ist, so dass auch Insekten, welche hier Nektar saugen, sich mit Pollen beladen.“

Die Blüten öffnen und schliessen sich periodisch je nach Temperatur und Beleuchtung; dazu wird folgendes Beispiel gegeben:

30. Aug. 1873.	6	Uhr	morg.:	Blüten geschlossen.
	8	„	„	desgl.
	$8\frac{1}{2}$	„	„	Blüten öffnen sich im Sonnenlicht.
31. Aug. 1873.	10	„	„	Blüten weit geöffnet.
	$10\frac{1}{2}$	„	„	Blüten geschlossen (Regenwetter; 11° R)
1. Sept. 1873.	8	„	„	(Regnerisch; 9° R.) Von den Blüten beginnen die älteren sich ein wenig zu öffnen, die jüngeren bleiben völlig geschlossen.
	$9\frac{1}{2}$	„	„	Blüten öffnen sich bei Sonnenschein.
	1—3	„	nachm.	Blüten bei Sonnenschein weit geöffnet.

„Es lassen sich 3 verschiedene Formen unterscheiden:

1. Kurzgrifflige Blüten. Bei diesen stehen die Antheren schon beim Aufbrechen (der Knospe) in der Höhe der Narben, und überragen dann im Verlaufe des Blühens gewöhnlich die Narbe um 1—7 *mm*. Hier ist ein Auswachsen des Perigons eigentlich überflüssig; dennoch wächst das Perigon im Verlaufe der Anthese um 10—15 *mm* in die Länge. Das Perigon drückt wohl beim Schliessen die Antheren an die Narbe und wird hier schon bei Beginn der Anthese — gewöhnlich am ersten Abend, der dem Öffnen der Beutel

---

1) Die betreffenden Notizblätter enthalten keine Datumsangabe.

2) Das Eingeklammerte ist von mir hinzugefügt.

3) A. VON KERNER zieht hier an der Nektarrinne vorhandenen Haare nicht als wesentliches Schutzorgan in Betracht.

folgt, Selbstbestäubung veranlassen. Da aber die Pflanze *protogyn* ist, kann allerdings auch bei dieser kurzgriffligen Form im Beginn der Anthese Fremdbestäubung erfolgen. Die kurzgriffligen Blüten sind seltener als die mittel- und langgriffligen und scheinen eben nur da zu sein, um Fruchtbildung unter allen Umständen zu sichern, denn weder bei den mittelgriffligen noch bei den langgriffligen ist die Fruchtbildung unter allen Umständen gesichert; es kann ja Insektenbesuch ausbleiben oder es kann auch möglicherweise das Emporheben des Pollens durch die Perigonzipfel durch irgend ein Ereignis wirkungslos werden; es kann der Pollen abgewaschen, abgeblasen, usw. werden, so dass sich die Zipfel schliessen, ohne Pollen auf die Narbe zu bringen.

2. *Mittelgrifflige* und 3. *Langgrifflige Blüten in allen Abstufungen*[1]). Hier werden im Verlaufe des Blühens

die Narben am langsamsten,
die Antheren etwas schneller,
die Perigonzipfel am raschesten und ausgiebigsten

in die Höhe geschoben. Durch dieses ungleiche Wachstum können die Perigonzipfel den beim Schliessen angeklebten Pollen in die Höhe der Narben bringen und so Selbstbestäubung veranlassen. Dieses geschieht natürlich nicht am ersten Tage. Anfänglich ist die Blüte ja protogyn, aber auch nach dem Aufbrechen der Antheren erfolgt noch keine Selbstbestäubung, denn es dauert ein paar Tage, bis die Perigonzipfel die Antheren im Wachstum überholt haben.“

Kerner unterscheidet weiter 3 aufeinanderfolgende Entwicklungszustände der Blüten vom erstmaligen Öffnen bis zum Schluss der Anthese, der sich durch Welken der Narben kenntlich macht. Diese Stadien haben folgende Merkmale:

I (Mit $k-f_{,}$ bezeichnet): Narbe stark papillös, meist schon konzeptionsfähig; Antheren noch geschlossen. (Fig. 1.)

II (Mit $f_{,}-f_{,,}$ bezeichnet): Narbe noch konzeptionsfähig, Antheren aufgesprungen, aber noch mit Pollen gefüllt, dieser leicht anklebend; die Antheren werden durch Verlängerung der Filamente den Narben mehr genähert. (Fig. 2.)

III (mit $f_{,,}-f_{,,,}$ bezeichnet): Narbe nicht mehr papillös, meist bräunlich; Antheren verstäubt, ohne Pollen, aber im Schlunde ist massenhaft Pollen aufgespeichert. Die höchststehenden Antheren erreichen mit ihrer Spitze die zurückgekrümmten Narben. (Fig. 3 u. 4.)

Erläuternd wird hierzu folgendes bemerkt: „Die Zipfel des Perigons verlängern sich während der Anthese sehr auffallend. Während

---

1) Im Original nicht gesperrt!

die Spitzen dieser Zipfel die Narben in den sich zum ersten Male öffnenden Blüten nur um 6 *mm* (die 3 längeren) oder um 2 *mm* (die 3 kürzeren) überragen, werden die Narben am Schluss der Anthese um 18 und 15 *mm* überragt. Der Pollen, welcher in den ersten Stadien der Anthese an die Wand dieser Zipfel angeklebt wird, wird durch dieses Auswachsen der Petala in die Höhe der Narben gehoben. Da gegen den Schluss der Anthese sich die Griffel trennen und daher beim Schliessen der Korolle am Abend sich die Zipfel des Perigons

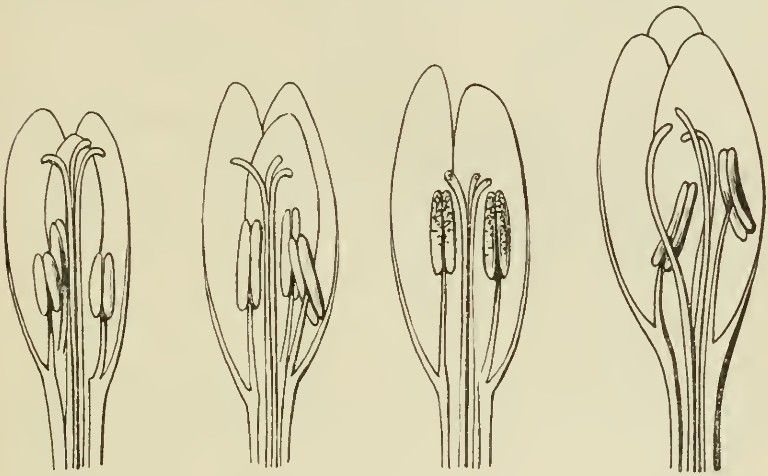


Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3. Fig. 4.

Blüten von *Colchicum autumnale*
nach Originalskizzen KERNER's VON MARILAUN (bei Trins 29. 8. 1873).
Die Figuren stellen Längsschnitte durch den Perigonsaum dar ($^1/_1$).

Fig. 1. Erstes Entwicklungsstadium. Antheren noch geschlossen, Narbe empfängnisfähig.
„ 2. Zweites Stadium. Antheren der Narbe mehr genähert, im Aufspringen.
„ 3. Drittes Stadium. Antherenspitze die Narben erreichend.
„ 4. Blüte in Postfloration. Antheren ohne Pollen, Narben verwelkt, Griffel weit getrennt.

an die Griffel und Narben andrücken, findet somit Selbstbestäubung statt. — Übrigens erreichen auch bei vielen Blüten die Antheren direkt die Höhe der Narben, wie aus obenstehenden Figuren zu ersehen ist."

Zu weiterer Beweisführung werden dann die Messungsergebnisse mitgeteilt, die A. VON KERNER bei 416 Einzelbestimmungen erhielt.

Zunächst bedarf die angewendete Methode der Messung eine kurze Erläuterung. Es wurde der Längenzuwachs der Organe nicht direkt — etwa durch aufgetragene Marken und Messung ihres jedesmaligen Abstandes nach bestimmten Zeitintervallen — bestimmt, sondern es

wurde die absolute Länge der Organe an einer grösseren Zahl von Blüten — 17 im ersten Stadium, 16 im zweiten und 19 im dritten Stadium — gemessen, dann aus diesen Werten das Mittel — für die 3 Kategorien der lang-, mittel- und kurzgriffligen Blüten getrennt — gezogen und hieraus dann der zwischen Anfangs- und Endzustand eingetretene Längenzuwachs berechnet.

Die durch Messung erhaltenen, absoluten Längen der Organe sind in der anbei folgenden Tabelle Nr. 1 aufgeführt; die 3 zeitlichen Entwicklungsstadien der Blüten sind durch die römischen Ziffern I bis III angedeutet.

Tabelle Nr. 1.

Absolute Länge der Organe (in Millimetern) in drei aufeinander folgenden Entwicklungsstadien (I bis III).

Stadium	Langgrifflige Blüten	Mittelgrifflige Blüten	Kurzgrifflige Blüten
	A. Längste Perigonzipfel.		
I	39. 39. 40. 40. 40. 43. 46 48.	34. 35. 38. 39. 40.	35. 36. 40. 40.
II	45. 48. 49. 50. 51. 54.	42. 44. 56.	40. 42. 44. 46. 46,5. 47. 47.
III	52. 53.	45. 46. 48. 50. 51. 51,5. 52 60.	47. 49. 49,5. 54. 54. 56. 57,5. 58. 59.
	B. Kürzeste Perigonzipfel.		
I	29.5. 32. 32,5. 33. 34 35. 36. 37.	25. 27. 31. 31. 31.	26. 29. 33. 33.
II	37,5. 37,5. 40. 40. 42. 44	33. 36. 46.	34,5. 36. 38. 39. 40. 40,5. 41.
III	44,5. 47.	40. 40. 41. 42. 42,5. 44. 46,5. 54.	40. 41. 42,5. 43,5. 48. 48. 49. 50 50,5.
	C. Längste Filamente.		
I	14,5. 15. 16. 16,5. 18. 18. 20. 20.	14. 14. 14. 15. 15,5.	13. 14. 16,5. 17.
II	17,5. 17,5. 18. 18. 19. 19.	16,5. 17. 20,5.	17. 18. 18. 19. 22. 22,5. 23.
III	21. 23.	17. 18 19,5. 19,5. 20. 20. 22. 23.	20. 20,5. 20.5. 21. 21,5. 22. 23. 23. 24.
	D. Kürzeste Filamente.		
I	9. 9. 10. 10,5. 11. 12. 12,5. 13.	7,5. 9. 10. 10. 10.	7. 9 10. 10.
II	11,5. 12. 12,5. 12,5. 13. 14.	12. 12. 13,5.	11. 12. 12. 13. 13,5, 14. 14,5.
III	14. 17.	11. 12. 12,5. 13,5. 14. 14. 14,5. 16.	13,5. 14. 14,5. 15. 15,5. 16. 16. 16. 16,5.

Aus der Tabelle Nr. 1 wurden weiter die mittleren Längen der Organe berechnet, die in der folgenden Tabelle Nr. 2 zusammengestellt sind; in dieser Tabelle sind die langgriffligen Blüten durch den Buchstaben l, die mittelgriffligen durch m und die kurzgriffligen durch k bezeichnet.

Tabelle Nr. 2.
Mittlere Längen der Organe (in Millimetern) in den lang-, mittel- und kurzgriffligen Blüten (l, m und k) an drei aufeinander folgenden Entwicklungsstadien.

Stadium	A. Längste Perigonzipfel			B. Kürzeste Perigonzipfel			C. Längste Filamente			D. Kürzeste Filamente		
	l	m	k	l	m	k	l	m	k	l	m	k
I	41,9	37,2	37,7	33,6	29,0	30,2	17,2	14,5	15,0	10,8	9,3	9,0
II	49,5	47,3	44,6	40,1	38,3	38,3	18,1	18,0	19,9	12,6	12,5	12,8
III	52,5	50,4	53,8	45,8	43,7	45,8	22,0	19,9	21,7	15,5	13,4	15,2
Differenz	10,6	13,2	16,1	12,2	14,7	15,6	4,8	5,4	6,7	4,7	4,1	6,2

Die in der letzten Horizontalzeile obiger Tabelle (Nr. 2) unter Differenz aufgeführten Differenzzahlen (III—I) stellen die Zuwachswerte der Perigonzipfel und der Filamente — also die zu berechnenden Grössen — dar.

Im Vergleich zu den von KERNER selbst berechneten Werten zeigen obige Differenzzahlen einige auffallende Abweichungen; KERNER berechnet z. B. das Mittel aus A I l zu 43,5 statt 41,9 und ebenso für A I k zu 42,5 statt 37,7. Es erscheint möglich, dass zur Berechnung noch andere als die mir vorliegenden Beobachtungsdaten benutzt worden sind, wenn man Rechnungsfehler als ausgeschlossen ansieht. Solche Abweichungen kommen aber nur selten vor und sind, wie sich weiter unten ergeben wird, für das schliessliche Resultat der Messungen ohne wesentliche Bedeutung.

Ebenso wie den Längenzuwachs der Organe hat A. VON KERNER auch die im Verlaufe des Blühens sich ändernden Höhendifferenzen gemessen, und zwar:

a) den Abstand zwischen Narben und den Spitzen der längsten Antheren,
b) den Abstand zwischen der Spitze des längsten Perigonzipfels und den Narben,
c) den Abstand zwischen der Spitze des längsten Perigonzipfels und der Spitze der längsten Anthere,
d) den Abstand zwischen den Griffelspitzen und der Basis der Filamente.

Die hierbei von KERNER erhaltenen Mittelwerte sind in der Tabelle Nr. 3 aufgeführt.

Tabelle Nr. 3.
Mittelwerte der Höhendifferenzen (in Millimetern) an drei aufeinander folgenden Entwicklungsstadien.

Stadium	a) Zwischen Narbe und Anthere			b) Zwischen Perigon und Narbe			c) Zwischen Perigon und Anthere			d) Zwischen Griffel und Basis der Filamente		
	l	m	k	l	m	k	l	m	k	l	m	k
I	10,2	3,8	0	11,5	17,2	18,0	20,5	19,8	18,0	30,5	21,5	19,5
II	7,2	3,5	1	21,2	24,5	21,8	25,0	24.0	21.8	27,7	26.0	24,5
III	7,5	3,5	0	20,2	25,0	31,5	28,0	28,0	28,5	33,5	25,5	23,2
Differenz	2,7	0,3	0	8,7	7,8	13,5	7,5	8,2	10,5	3.0	4,0	3,7

Die Differenzen der Tabelle Nr. 3 unter a) nehmen kontinuierlich ab, die unter c) nehmen stetig zu, und endlich die unter b) und d) zeigen keine regelmässige Zu- oder Abnahme. A. VON KERNER zieht aus den Wachstums- und Höhendifferenzen der Organe bezüglich der dreierlei Blütenformen noch folgende Schlüsse:

Für die langgriffligen Blüten. — Da hier die Stamina von den Perigonzipfeln im Wachstum (um etwa 4,5—8 *mm)* überholt werden und dabei die Narben im ganzen nur um 3 *mm* aufwärts rücken, kann der Pollen durch die Perigonzipfel bis zu den Narben hinaufgehoben werden.

Für die mittelgriffligen Blüten. — Da die Stamina von den Perigonzipfeln (um mehr als 10 *mm*) überholt werden und die Narben um 3—4 *mm* höher stehen als die Antheren (bei Beginn des Aufblühens), kann auch hier der Pollen bis zu den Narben hinaufgehoben werden.

Für die kurzgriffligen Blüten. — In diesen stehen die Stamina von Anfang an in der Höhe der Narben; durch das Wachstum können also die Antheren nur über die Narben hinausgehoben werden, was auch in einzelnen Fällen beobachtet wurde. Auch hier überholt das Perigon die Staubblätter im Wachstum, Pollen kann hier aber zu den Narben durch das Wachstum der Perigonzipfel nicht emporgeschafft werden.

Die Anschauungen, zu denen A. VON KERNER auf grund der oben mitgeteilten Beobachtungen und Messungen über den Blüh-

vorgang der Herbstzeitlose gelangt ist, lassen sich kurz in folgenden Sätzen[1]) zusammenfassen.

1. Es existieren vom ersten Stadium des Blühens an drei morphologisch verschiedene Blütenformen, die sich durch die gegenseitige Stellung der Narben und Antheren von einander unterscheiden, aber mit Heterostylie in physiologischem Sinne nichts zu tun haben.[2])

2. Diese Formen unterscheiden sich ausserdem im Längenwachstum der Perigonzipfel, der Filamente und der Griffel von einander.[3]) Der Grund dieser Verschiedenheit bleibt unerklärt.

3. Der biologische Nutzen der Einrichtung besteht in der Förderung der Autogamie, indem bei der lang- und- mittelgriffligen Form der den Perigonzipfeln angeheftete Pollen durch das geförderte Längenwachstum in das Niveau der Narben geschafft und diesen bei Schluss der Blüte angedrückt werden kann. Bei der kurzgriffligen Form, bei der Narben und Antheren sich anfangs in gleichem Niveau befinden, kommt die Selbstbestäubung direkt durch Andrücken der Beutel an die Narben bei Perigonschluss zustande. Ausserdem sind die Blüten aller drei Formen während ihres protogynen Anfangszustandes naturgemäss auch zu Xenogamie befähigt.

Die Blüteneinrichtungen der Herbstzeitlose sind seit der Zeit CHR. SPRENGELS häufig Gegenstand der Untersuchung gewesen, und wir müssen daher auch die in der blütenbiologischen Literatur vorvorhandenen Angaben über die genannte Pflanze zum Vergleich mit der Darstellung KERNERS VON MARILAUN heranziehen. Mehr oder weniger ausführliche Beschreibungen der Bestäubungseinrichtung von *Colchicum* wurden von CHR SPRENGEL, VAUCHER, RICCA, DELPINO, HERMANN MÜLLER, A. SCHULZ, MAC LEOD, WARNSTORF, RAUNKIAER und zuletzt auch von K. SCHUMANN gegeben.[4]) Der Kürze wegen seien hier zunächst nur die Punkte hervorgehoben, in denen die

1) Diese Sätze sollen den Standpunkt A. VON KERNERS gegenüber anderweitig möglichen Auffassungen des Sachverhalts kennzeichnen.

2) Unterschiede in der Grösse der Pollenzellen bei den drei verschiedenen Blütenformen oder etwaige Differenzen in den Fruchtbarkeitsverhältnissen bei Selbst- oder Fremdbefruchtung sind bei *Colchicum* nicht nachgewiesen. Auch A. VON KERNER scheint in vorliegendem Falle unter „Heterostylie“ eben nur Ungleichgriffligkeit — nicht eine physiologische Verschiedenheit — der drei Formen verstanden zu haben. Eine ausdrückliche Erklärung darüber ist in den Notizen nicht vorhanden!

3) Die oben erwähnte Unsicherheit in der Berechnung der Mittelwerte verhindert eine schärfere Präzisierung dieses Satzes; nach KERNERS eigener Rechnung sollten die mittelgriffligen Blüten am stärksten wachsen, nach seinen mir vorliegenden Messungswerten gilt dies aber für die kurzgrifflige Form.

4) SPRENGEL, CHR. K., Das entdeckte Geheimnis d. Natur. (1793). S. 206 bis 208. — VAUCHER J. P., Hist. Phys. Plant. d'Europe IV (1841). p. 382-383. — RICCA, Contrib. teor. dicogam. Atti d. Soc. Ital. XIV. fasc. IV. (1872). p. 263. — MÜLLER, H., Befr. d. Blum. (Leipzig 1873). S. 62. — DELPINO, Ulter. Osserv. P. II. Fasc. II. (1873–1874). p. 245. — SCHULZ, A., Beitr. z. Kenntn. d. Bestäubungseinr.

Mehrzahl der genannten Beobachter aus neuerer Zeit sich in Übereinstimmung befindet; es sind dies die Protogynie[1]) der Blüten, die Stellung und Honigabsonderung der Nektarien, der Eintritt von Fremdbestäubung infolge Insektenbesuchs, die Möglichkeit von Autogamie und endlich die periodischen Schliess- und Öffnungsbewegungen der Blüte, die bekanntlich auch zu physiologischen Untersuchungen von W. Pfeffer, Hansgirg und anderen Forschern Veranlassung gegeben haben. Weniger übereinstimmend lauten die Angaben der Beobachter über die einwärts — oder auswärts — gekehrte Stellung der Antheren, die von einigen als ursprünglich extrors, von anderen — wie z. B. von Schumann — als intrors angegeben werden; letzterer hebt ausdrücklich hervor, dass die Beutel erst im Verlaufe des Blühens umkippen und dadurch extrors werden, während umgekehrt A. Schulz gefunden hat, dass sie sich nach anfänglich extroser Lage infolge von Drehung horizontal stellen oder auch eine ganz introrse Stellung annehmen. Nach letzterem Beobachter ist in diesem Fall die Beweglichkeit des Organs an der Einfügungsstelle zwischen Filament und Anthere besonders gross. Diese Angaben von Schulz kann ich nach meinen eigenen Beobachtungen an Exemplaren von Oberstdorf im Algäu übrigens bestätigen; zumal in den späteren Entwicklungsstadien der Blüten treten an den Bestäubungsorganen häufig mehr oder weniger unregelmässige Stellungsänderungen ein, die vielleicht den Widerspruch zwischen den verschiedenen Beobachtern über die Stellung der Beutel veranlasst haben. Auch der bei schönem Wetter an der Pflanze reichlich eintretende Besuch grösserer Bienenarten (*Bombus*, *Apis*) trägt zu Störungen in der ursprünglichen Stellung der Bestäubungsorgane bei. Unter den oben genannten Forschern ist A. Schulz der einzige, der über die von Kerner untersuchten Grössen- und Wachstumsveränderungen der Blütenorgane von *Colchicum* ebenfalls genauere Beobachtungen angestellt hat; er gelangte dabei zu folgenden, hier summarisch zusammengefassten Ergebnissen:

1. Es tritt in der Blüte eine auffallende Zygomorphie des Perigons hervor, indem das eine Perigonblatt des äusseren Kreises zur Zeit des Aufblühens die übrigen um 8—10 *mm* an Länge überragt, dagegen ist das diesem Blatte gegenüberstehende des inneren Kreises auffallend kurz. In späteren Stadien verwischen sich diese

---

(Kassel 1888.) S. 99—101. — Mac Leod, Bot. Jaarb. V. p. 307—308. — Knuth, Handb. d. Blütenbiol. II, 2. S. 512–514. — Warnstorf, Verh. Bot. Ver. Brandenburg. Bd. 38. S 58—59. — Raunkiaer, De Danske Blomsterplant. Naturh. I. (Kopenhagen 1895–1899). p. 147. — Schumann, K., Prakt. f. morphol. u. system. Bot. (Jena 1904). S. 309–313.

1) A. Schulz (a. a. O.) gibt die Protogynie als den gewöhnlichen Fall an, hat aber auch homogame und protandrische Blüten beobachtet.

Unterschiede etwas, sie sind aber durch Messungen immer festzustellen. Die Staubblätter nehmen an der Zygomorphie ebenfalls teil, doch sind die Längenunterschiede geringer. Von den Staubblättern sind die des äusseren Kreises kürzer als die des inneren, in der jungen Blüte oft um ein Drittel.

2. Zur Zeit des Aufblühens besitzt die Blüte gewöhnlich nur die Hälfte ihrer späteren, normalen Grösse.

3. In der jungen Blüte überragen die Griffel gewöhnlich die Antheren der längeren Staubgefässe — die langgriffige Form KERNERS —, in der erwachsenen Blüte stehen beide meist in gleicher Höhe — die mittelgriffige Form —; seltener überragen die Antheren die Narben — wie bei der kurzgriffligen Form KERNERS.

Wie diese Zusammenstellung aus der Literatur erweist, finden die Beobachtungen A. VON KERNERS in den Hauptpunkten — besonders durch die eben angeführten Angaben von SCHULZ, mit denen übrigens meine eigenen Beobachtungen in Übereinstimmung stehen, — eine für die Klärung der in betracht kommenden Fragen erfreuliche Bestätigung. Für eine Hauptfrage, nämlich in welchem Verhältnis die drei von SCHULZ und KERNER VON MARILAUN beobachteten Blütenformen zu einander stehen, gilt dies allerdings nicht. SCHULZ konnte aber schon aus dem Grunde nicht auf diese Frage im Sinne KERNER's eingehen, weil er seine Beobachtungen zu einer Zeit (1881) veröffentlichte, in der der zweite Band des Pflanzenlebens mit der oben zitierten Stelle über die Herbstzeitlose noch nicht erschienen war; dieser Band wurde erst 1891 herausgegeben. Die genannte Frage blieb also vorläufig unerledigt.

Seit ich durch die Lektüre des KERNER'schen Werkes auf die oben berührte Frage aufmerksam geworden war, suchte ich bei wiederholtem Besuch der Algäuer Alpen, auf deren Wiesen die Herbstzeitlose vereinzelt schon Mitte August in Blüte steht, auch die Aufblühverhältnisse der Pflanze zu studieren, um über das gegenseitige Verhältnis ihrer drei Blütenformen ins klare zu kommen. Nach den allerdings sehr knappen Andeutungen KERNER's im „Pflanzenleben“ vermutete ich drei scharf getrennte, nicht ineinanderfliessende Stellungsverhältnisse von Narben und Antheren finden zu müssen, in Wirklichkeit beobachtete ich aber immer nur Niveauunterschiede, die mir mehr oder weniger ineinander überzugehen schienen.

Erst eine im Herbst 1905 an *Colchicum byzantinum* Ker-Gawl. angestellte Beobachtungsreihe gab mir einen Fingerzeig über die genetische Aufeinanderfolge der lang-, mittel- und kurzgriffligen Blütenform. Von genannter Art sind bekanntlich[1]) in Blumenläden

1) Vgl. P. ASCHERSON und P. GRAEBNER, Synopsis der mitteleuropäischen Flora. III. S. 22—23.

Knollen käuflich, an denen man das allmähliche Hervortreten der Blüten aus der weisshäutigen Infloreseenzscheide sehr bequem beobachten kann. An zwei derartigen etwa 9 *cm* breiten Knollen, die ich auf einem luftigen, aber vor Regen und Wind geschützten Balkon in trockenem Zustande aufbewahrte, beobachtete ich vom 18. September ab in möglichst kontinuierlicher Folge den Blühvorgang. Beide Knollen entwickelten ausser der Hauptinfloreszenz noch einen zweiten, aus der Reserveknospe hervorgegangenen, etwas schwächeren Blütenspross. Zuerst schiebt sich die im Wachstum am stärksten geförderte „Mittelblüte" (im Sinne SCHUMANNS) hervor und entfaltet sich; ihr folgen allmählich die Seitenblüten, bis sämtliche Blütenknospen nacheinander zum Aufblühen gelangt sind, wozu in dem vorliegenden Falle im ganzen 20 Tage erforderlich waren. Während dieser Zeit entwickelte die eine Knolle am Hauptersatzspross 5, am Reservespross 3 Blüten, die zweite ebenso 6, bezw. drei Blüten. Ich konnte also im ganzen an 17 Blüten die einzelnen Phasen und Veränderungen in den Stellungsverhältnissen der Blütenteile verfolgen und in ihrem bei Sonnenschein geöffnetem Perigon ohne Verletzung oder Verbiegung des letzteren die Zustände der Narbe und der Antheren mit der Lupe genau untersuchen. Der Vorteil dieser Methode gegenüber der Beobachtung an abgeschnittenen, den natürlichen Standorten der Pflanze entnommenen und grösstenteils geschlossenen Blüten leuchtet ein, da sie gestattet ein- und dieselbe Blüte in ihren zeitlich aufeinanderfolgenden Phasen nach beliebigen Zeitintervallen zu beobachten. Von den 17 Blüten stimmten 16 in den Entwicklungsphasen ihrer Antheren und Narben überein, nur eine einzige zeigte eine wesentliche Abweichung. Die an den 16 Blüten eintretenden Veränderungen waren folgende, wobei ich von allen für die oben aufgeworfene Frage unwesentlichen Momenten absehe:

1. Kurz nach dem Aufblühen überragen die bereits empfängnisfähigen Narben die noch geschlossenen Antheren um etwa 5—10 *mm* (langgriffliger Zustand).

2. Am zweiten oder dritten Blühtage sind die Narben mehr zwischen die jetzt geöffneten Antheren hinabgerückt. Der Abstand zwischen der höchsten Narbe und der höchsten Antherenspitze beträgt im Durchschnitt nur noch 2—3 *mm* (mittelgriffliger Zustand).

3. Am dritten oder vierten Blühtage stehen die Narben in bereits welkendem Zustande deutlich im Niveau der Antheren (kurzgriffliger Zustand); letztere sind mehr oder weniger in Verschrumpfung begriffen und nehmen schräge, horizontale oder übergekippte Stellungen ein; die Narben zeigen sich dicht mit Pollen belegt, der in vorliegendem Falle bei Kultur der Pflanzen in ab-

geschlossenem Raum nur durch Selbstbestäubung bei Perigonschluss aufgetragen sein konnte. Die in diesem Zustand befindlichen Blüten schliessen sich nicht mehr oder nur ganz unvollständig. In den folgenden Stadien setzt sich die Postfloration fort, bis zuletzt die Perigonröhre erschlafft und umkippt, womit der Blühvorgang beendet ist.

Es war in vorliegendem Fall somit kein Zweifel darüber, dass die Blüten nacheinander einen lang-, mittel- und kurzgriffligen Entwicklungszustand in kontinuierlicher Folge durchlaufen hatten.

Der schon erwähnte Ausnahmefall betraf eine Blüte, die beim ersten Aufblühen in höchstem Grade kurzgrifflig war und diese Eigenschaft auch während aller folgenden Zustände beibehielt, indem ihre Griffel überhaupt nicht aus der Perigonröhre hervorwuchsen und letztere ebenfalls in ihrem Wachstum aus irgend einer zufälligen Ursache gehemmt erschien. Es war dies die dritte Blüte einer sechsblütigen Infloreszenz; am Tage ihres ersten Aufblühens befanden sich die übrigen Blüten in folgendem Zustande: zwei waren völlig verblüht und ihre Perigonröhren umgeknickt; die nächstfolgende Blüte befand sich in Präfloration mit oben sich etwas auseinanderbiegenden Perigonzipfeln, die fünfte und sechste Blüte hatten mit wenig gestreckter Perigonröhre das definitive Präflorationsstadium noch nicht erreicht und bildeten dicht geschlossene Knospen.

Da ich zu der Zeit, als ich die hier kurz geschilderte Beobachtungsreihe anstellte, noch keine Kenntnis von den ausführlicheren Notizen KERNER's VON MARILAUN in dessen hinterlassenen Papieren hatte, legte ich meinen nur zu vorläufiger Information unternommenen Wahrnehmungen keine besondere Bedeutung bei. Erst als mir durch Herrn Prof. O. KIRCHNER bei dessen Anwesenheit in Berlin Mitte Dezember vorigen Jahres Einsicht in die hinterlassenen Aufzeichnungen KERNER's VON MARILAUN betr. den Blühvorgang der Herbstzeitlose verstattet war, erkannte ich mit Sicherheit, dass auch bei *Colchicum autumnale* die Verhältnisse nicht wesentlich andere sind, als ich sie bei *C. byzantinum* wahrgenommen hatte.

Es geht dies ausser aus den beigefügten Zeichnungen auch aus den Messungen KERNER's mit grosser Evidenz hervor.

Zunächst fällt auf, dass genannter Forscher im Anfang des Blühens (Stadium I) verhältnismässig viel langgrifflige Blüten (nämlich 8) gegenüber einer kleineren Zahl (4) von kurzgriffligen, dagegen im Endstadium (III) nur eine sehr geringe Zahl (2) langgriffliger Blüten neben zahlreichen (9) kurzgriffligen der Messung unterwarf, wie dies aus der oben mitgeteilten Tabelle Nr. 1 (mit den absoluten Längen) zu ersehen ist. Schon dieser Umstand spricht dafür, dass im Verlauf des Blühens der langgrifflige Anfangszustand bei einer grösseren Zahl von Blüten in den kurzgriffligen Endzustand

übergegangen war, wie dies auch an *C. byzantinum* direkt beobachtet wurde.

Ferner ergeben die Messungen A. VON KERNER's (s. Tabelle Nr. 2), dass die im Anfang des Blühens stark hervortretenden Grössenunterschiede der Blütenorgane — was auch A. SCHULZ angibt — im Verlauf der Anthese sich verwischen und die im Endzustand erreichten Dimensionen der drei Blütenformen nur wenig von einander abweichen; es betragen hier die Unterschiede im Durchschnitt etwa nur die Hälfte von denen des Anfangsstadiums (2,4 gegen 4,6).

KERNER VON MARILAUN scheint bei seiner Untersuchung des Blühvorgangs der Herbstzeitlose einige wichtige Umstände übersehen zu haben, so dass er zu der oben gekennzeichneten, der Wirklichkeit nicht völlig entsprechenden Auffassung von drei morphologisch verschiedenen Blütenformen geführt worden ist. Das Stellungsverhältnis von Narben und Antheren, das im Anfang des Blühens beim ersten Aufbrechen der Knospe beobachtet wird, hängt offenbar nicht nur von dem Wachstumsverhältnis der Perigonzipfel, der Filamente und der Griffel, wie dies A. VON KERNER annahm, sondern auch von der bis zum Momente der Perigonentfaltung mehr oder weniger ausgiebig erfolgten Streckung der Perigonröhre ab, die die am Perigon befestigten Filamente unabhängig von den Griffeln in die Höhe schiebt. Es kann also sehr wohl der Fall eintreten, dass eine Blüte von Anfang an kurzgrifflig erscheint und auch im Verlauf des Blühens diesen Zustand durch weiteres Hinaufschieben der Filamente noch mehr verstärkt, wie dies auch an der von mir beobachteten Ausnahmeblüte von *C. byzantinum* der Fall war. Ebenso können anfangs mittelgrifflige Blüten beobachtet werden, die dann im Verlauf des Blühens kurzgrifflig werden. Aber die Mehrzahl der Blüten verhält sich anders; bei normalem Wachstum der Perigonröhre und der Griffel ragen die Narben im Anfang des Blühens derart weit über die Antheren hinaus, dass hier der Ausgangspunkt sicher in dem langgriffligen Zustande zu suchen ist, der dann durch die von KERNER ermittelten Wachstumsdifferenzen in den mittel- und kurzgriffligen Zustand — ebenso wie bei *C. byzantinum* — übergeht.

Ein zweites von KERNER übersehenes Moment besteht in folgendem. Man kann es einer im mittleren Stadium der Anthese begriffenen *Colchicum*-Blüte nicht ansehen, ob sie während des vorausgehenden Stadiums kurz- oder langgrifflig gewesen ist, da sich ja die Niveauverschiebungen nicht bei allen Blüten in genau derselben Weise vollziehen. Da nun KERNER die von ihm gemessenen Einzelblüten nicht auf ihre Vorstadien untersucht hat, sondern sie nur nach ihrem Momentanzustand als kurz-, mittel- und langgrifflig in drei verschiedene Gruppen teilte, war ein Irrtum über die

Zugehörigkeit einer einzelnen Blüte zu dieser oder jener Kategorie keineswegs ausgeschlossen.

Folgt man dieser Überlegung, so lassen sich die von KERNER ermittelten absoluten Längen- und Abstandswerte in der Weise zu korrigierten, neuen Mittelwerten umrechnen, dass man seine sämtlichen Beobachtungen nur nach den drei sicher feststellbaren Entwicklungsstadien der beginnenden, der vollen und der nachlassenden Anthese (Stadium I—III der vorangehenden Tabellen) klassifiziert und dabei die lang-, mittel- und kurzgriffligen Zustände zu einer einzigen Gruppe zusammenzieht. Diese Umrechnung habe ich vorgenommen und so folgende Werte erhalten (s. Tabelle Nr. 4).

Tabelle Nr. 4.
Mittlere umgerechnete Längen der Blütenorgane (in mm).

Stadium	A. Längste Perigonzipfel	B. Kürzeste Perigonzipfel	C. Längste Filamente	D. Kürzeste Filamente
I	39,5	31,4	15,9	9,9
II	47,0	39,0	18,9	12,7
III	52,2	44,9	20,9	14,5
Differenz	12,7	13,5	5,0	4,6

Diese Werte zeigen im Vergleich zu den früher (s. Tabelle 2) erhaltenen eine befriedigendere Kontinuität, wie sie der vom Anfangs- bis zum Endstadium eingetretenen Wachstumszunahme entspricht. Im Einzelnen stellt sich der Vergleich der korrigierten Zuwachswerte zu den früheren, von KERNER selbst berechneten, wie folgt:

	Korrigierte Zuwachswerte (in *mm*)	Nach A. v. KERNER berechnete Zuwachswerte (in *mm*)
Für die längsten Perigonzipfel . . .	12,7	9,0—13.5
„ „ kürzesten Perigonzipfel . . .	13,5	12,6—18,5
„ „ längsten Filamente	5,0	4,5— 7,0
„ „ kürzesten Filamente	4,6	4,5— 7,0

Die korrigierten Werte liegen entsprechend der veränderten Berechnungsmethode zwischen den von KERNER ermittelten; sie haben aber den Vorzug, dass ihnen ein grösserer Grad von Wahrscheinlichkeit zukommt, da jeder Mittelwert aus der dreifach grösseren Zahl von Einzelbeobachtungen abgeleitet ist, als bei den Mittelwerten der KERNER'schen Tabelle. Durch die Umrechnung

kommen auch alle oben angedeuteten Zweifel bezüglich des Zustandekommens der Mittelwerte Kerner's in Wegfall.

Auf die Zahlen der Niveauunterschiede (s. Tabelle Nr. 3) angewendet, ergibt die abgeänderte Berechnungsmethode folgende Werte (Tabelle Nr. 5):

Tabelle Nr. 5.
Mittlere umgerechnete Höhendifferenzen der Blütenorgane (in Millimetern).

Stadium	a) Zwischen Narbe und Anthere	b) Zwischen Perigon und Narbe	c) Zwischen Perigon und Anthere	d) Zwischen Griffel und Basis der Filamente
I	5,7	14,7	19.6	25,0
II	3,4	21.0	24.1	25,8
III	2,5	24,2	26,4	28,6
Differenz (III—I)	– 3,2	+ 9.5	+ 6,8	+ 3,6

Auch diese Werte zeigen jetzt eine befriedigendere Kontinuität im Vergleich zu den früheren; ausserdem tritt deutlich hervor, dass in den Kolumnen b, c und d die Werte steigen, dagegen ausschliesslich in der Kolumne a, die den Abstand zwischen der höchsten Narbe und der höchsten Antherenspitze angibt, entsprechend sinken, oder mit anderen Worten: Während das Längenwachstum der Organe in den drei aufeinander folgenden Stadien des Blühens fortgesetzt zunimmt, nimmt dagegen die Höhendifferenz zwischen Narben und Antheren fortgesetzt ab, wie dies unter Voraussetzung einer kontinuierlichen Verwandlung der drei Blütenzustände von langgrifflig in kurzgrifflig nicht anders sein kann.

Mit dem Nachweis, dass die von mir vertretene Anschauung eines allmählichen Ineinanderfliessens des lang-, mittel- und kurzgriffligen Blütenzustandes der Herbstzeitlose durch die obigen, aus Kerner's v. Marilaun eigenen Beobachtungen hergeleiteten Zahlenwerte eine unzweideutige Bestätigung erfährt, erscheint die oben aufgeworfene Frage über das genetische Verhältnis der drei Blütenformen jetzt als ausreichend geklärt.

Ein diese Auffassung noch weiter bestätigendes Moment wird endlich durch die Beobachtungen von J. Freyn[1]) an *Colchicum Bornmülleri* J. Fr. geliefert, dessen Blüten ebenfalls den lang-, mittel- und kurzgriffligen Zustand nach der Beschreibung des Autors

1) Vgl. J. Freyn, *Colchicum Bornmülleri* sp. nov. und Biologisches über dieselbe. Ber. der Deutsch. Bot. Ges. VII (1889), S. 319—321.

sehr deutlich darbieten; der Endzustand besteht auch hier darin, dass sich die Narben zu unterst, die Antheren zu oberst befinden (kurzgriffliger Zustand), während im langgriffligen Anfangsstadium die Griffel mit den Narben bis zu 1 *cm* über die Antheren hervorragen.

Es hat sich somit aus drei von einander unabhängigen Beobachtungsreihen:

1. den Messungen KERNER's V. MARILAUN an *Colchicum autumnale*,
2. meinen eigenen Beobachtungen an *Colchicum byzantinum*,
3. den Angaben von J. FREYN über *Colchicum Bornmülleri*

ein im Wesentlichen völlig übereinstimmendes Ergebnis herausgestellt.

Es erübrigt zum Schluss die über den Blühvorgang von *Colchicum* bisher ermittelten Tatsachen zu einem Gesamtergebnis zu formulieren.

Die überwiegende Mehrzahl der Blüten besitzt beim Aufblühen bereits empfängnisfähige Narben, die die noch geschlossenen Antheren deutlich überragen (langgriffliger Zustand); bei dem Übergange zum zweiten Blühstadium werden durch das hier sehr ausgeprägte, ungleiche Längenwachstum der Perigonzipfel, der Filamente und der Griffel die Antheren den Narben mehr genähert und die Blüten dadurch in den mittelgriffligen Zustand versetzt, wobei sich gleichzeitig die Beutel öffnen und ihren leicht anklebenden, öligen Pollen auf die Perigonzipfel übertragen. Bei periodischem Schliessen des Perigons wird auf diese Weise Autogamie herbeigeführt, wenn nicht vorher während des protogynen Anfangszustandes Xenogamie durch Insektenbesuch eingetreten ist. Im dritten Stadium treten die Blüten in den kurzgriffligen, durch Unregelmässigkeit in der Stellung ihrer langsam abwelkenden Bestäubungsorgane gekennzeichneten Zustand ein, der die schon im vorigen Stadium beginnende Autogamie zum Abschluss bringt. — In abweichenden Fällen kann auch anfängliche, beim ersten Aufbrechen der Blüten bereits vorhandene Kurzgriffligkeit dadurch herbeigeführt werden, dass sich die Perigonröhre frühzeitig — vor Aufblühen — in etwas stärkerem Grade streckt, während die Griffel im Wachstum zurückbleiben. Aus gleicher Ursache kann anfängliche Mittelgriffligkeit zustande kommen. — Der normale Entwicklungsgang der Einzelblüte umfasst hinsichtlich der gegenseitigen Stellung von Narben und Antheren alle drei Zustände, die mit echter Heterostylie nichts zu tun haben, sondern nur als notwendige Folge des ungleichen Längenzuwachses von Perigon, Filamenten und Griffeln auseinander hervorgehen.

Erst die in vorliegendem Aufsatz veröffentlichten Messungen und

Beobachtungen KERNERS VON MARILAUN haben es möglich gemacht, die eigentümlichen Wachstumsverhältnisse der Herbstzeitlosenblüte mit ihrer Bestäubungseinrichtung in Beziehung zu bringen und die hier hervortretende Verknüpfung von einem einheitlichen Gesichtspunkte zu erläutern. Für die Liberalität, mit der Herr Professor Dr. VON WETTSTEIN die Erlaubnis zur Veröffentlichung der hierhergehörigen, wissenschaftlichen Hinterlassenschaft jenes hervorragenden Pflanzenbiologen gegeben hat, erlaube ich mir auch an vorliegender Stelle meinen ergebensten Dank auszusprechen.

Berlin, 30. Dezember 1906.

2. L. Kny: Über das Dickenwachstum des Holzkörpers der Wurzeln in seiner Beziehung zur Lotlinie.

Eingegangen am 15. Juni 1907.

Vor etwa 30 Jahren[1]) stellte ich fest, dass im Boden annähernd horizontal verlaufende Wurzeln solcher Holzgewächse, deren oberirdische Seitenachsen stark ausgeprägte Hyponastie oder Epinastie[2]) zeigen, nach keiner Richtung im Dickenwachstume konstant bevorzugt sind. Wenn sie sich in genügender Entfernung von ihrer Ursprungstelle am Stamme und in genügender Tiefe unterhalb der Bodenoberfläche befinden, wo Licht, Wärme und Feuchtigkeit allseitig annähernd gleichmässig auf sie einwirken, findet man die einzelnen Holzringe und den Gesamtzuwachs bald allseitig annähernd gleichmässig gefördert, bald in beliebiger Richtung bevorzugt. Werden dagegen Bodenwurzeln nachträglich auf grössere Strecken entblösst, ohne ihre Wachstumsfähigkeit einzubüssen, wie dies an steilen Abhängen infolge Unterwaschung durch Regen nicht selten der Fall ist, so wird der weitere Zuwachs des Holzes nunmehr demjenigen der oberirdischen Seitenachsen ähnlich. Bei Holzgewächsen mit ausgesprochener Epinastie der beblätterten Seitenzweige (z. B. *Fagus*) werden von nun an auch die Wurzeln meist stärker an der Oberseite als an der Unterseite gefördert; bei Holzgewächsen mit hyponastischen Seitenzweigen (z. B. Coniferen) ist das Gegenteil der Fall.[3])

1) Über das Dickenwachstum des Holzkörpers in seiner Abhängigkeit von äusseren Einflüssen (Sitzungsber. der Ges. naturforschender Freunde zu Berlin vom 20. März 1877, abgedruckt in der Botan. Zeitung 1877, S. 416 ff.). Die ausführliche Abhandlung ist unter demselben Titel im Jahre 1882 bei PAUL PAREY erschienen.

2) Die Bezeichnungen „Epinastie“ und „Hyponastie“ stammen von CARL SCHIMPER her (Amtl. Ber. über die 31. Vers. deutscher Naturforscher und Ärzte in Göttingen, S. 87). Später sind sie nach dem Vorgange WIESNER's mehrfach durch die Bezeichnungen „Hypotrophie“ und „Epitrophie“ ersetzt worden.

3) l. c. (1882), S. 53.

Diese Tatsache schien mir schon damals für die kausale Erklärung des exzentrischen Dickenwachstums beblätterter Seitenzweige von erheblicher Bedeutung zu sein. Wenn wir sehen, dass das Maass des Zuwachses von in grösserer Tiefe befindlichen Bodenwurzeln, für welche, mit Ausnahme des Bodendruckes und der Schwerkraftswirkung, die Wachstumsbedingungen nach allen Richtungen annähernd die gleichen sind, keine konstante Bevorzugung nach einer der beiden Richtungen der Lotlinie erkennen lässt, so ist es in hohem Grade wahrscheinlich, dass die Schwerkraft auch für die einseitige Zuwachsförderung oberirdischer Sprossachsen bedeutungslos ist. Die Bodenwurzeln sind für die Beurteilung des Schwerkrafteinflusses auf das Dickenwachstum des Holzkörpers auch deshalb günstiger gestellt, als seitwärts gerichtete oberirdische Sprossachsen, weil sie in allen Teilen vom Boden unterstützt sind, also keine durch das Eigengewicht ausgelöste Hebelkräfte als Zug oder Druck auf das Kambium der Ober- bezw. Unterseite zur Wirkung gelangen können. Auch dann, wenn Teile solcher Wurzeln durch Unterwaschung an Abhängen freigelegt werden, bleiben die Enden der freien Teile beiderseits unterstützt. Das Eigengewicht kann also, wenn es sich um kurze Strecken handelt, nur in sehr geringem Maasse als Zug- bezw. Druck auf das Kambium zur Geltung kommen. Dagegen werden die anderen obenerwähnten Einflüsse (Wärme, Licht, Feuchtigkeit) nunmehr in ähnlicher Weise, wie bei den horizontalen Sprossachsen, wenn auch meist in etwas abgeschwächtem Maasse, verschieden auf Ober- und Unterseite der freien Wurzeln einwirken. Wenn wir nun sehen, dass die von jetzt ab gebildeten Holzringe in derselben Richtung durchschnittlich am stärksten gefördert werden, wie an den oberirdischen beblätterten Seitenzweigen derselben Art, so liegt es nahe, diesen Agentien einen wichtigen Einfluss auf das Dickenwachstum des Holzkörpers auch bei letzteren zuzusprechen. Die Mitwirkung einer erblichen Dorsiventralität,[1]) falls dieselbe sich im einzelnen Falle streng erweisen lässt, ist hierbei nicht ausgeschlossen.

Bei meiner früheren Untersuchung standen mir nur wenige freigelegte Wurzeln zur Verfügung, welche ich selbst an Ort und Stelle sammeln konnte. Ich hatte mich damals darauf beschränkt, den Gesamtzuwachs des Holzkörpers nach den verschiedenen Richtungen festzustellen. Doch kommt es offenbar in erster Linie darauf an, die letzten Holzringe, von denen man mit Sicherheit annehmen kann, dass sie sich ohne Bodenbedeckung entwickelt hatten, genau zu untersuchen. Die inneren Holzringe nehmen ein sehr viel geringeres Interesse in Anspruch. Nach dieser Richtung bedürfen

1) L. Kny, l. c., S. 41.

meine früheren Angaben der Ergänzung. Aber auch für Wurzeln, welche in annähernd horizontaler Richtung und in grösserer Tiefe unterhalb der Oberfläche sich im Boden fortentwickelt haben, wurden seit meinen früheren Mitteilungen genauere Angaben über das Verhalten der aufeinanderfolgenden Holzringe[1]) nicht gemacht. WIESNER[2]) gibt an, dass alle Wurzeln sowohl der Nadelbäume als der belaubten Holzgewächse einen hypotrophen Holzkörper auszubilden scheinen, und LÄMMERMAYR[3]) hat dieses Resultat dahin erweitert, dass alle Wurzeln, sowohl von Coniferen als von dikotylen Holzgewächsen, die in geringer Bodentiefe oder teilweise vom Erdreiche entblösst, „geneigt verlaufen, in der Nähe der Insertion stets, oft sogar enorm epitroph entwickelt sind", dass diese Epitrophie mit der Zunahme der Entfernung von der Ursprungstelle aber kontinuierlich abnimmt, um schliesslich in Hypotrophie überzugehen.

Bei dieser Sachlage schien es mir wünschenswert, die Wurzeln einiger Holzgewächse, deren beblätterte seitliche Sprossachsen eine sehr stark ausgeprägte Epinastie oder Hyponastie zeigen, einer genaueren Untersuchung zu unterwerfen. Von hyponastischen Arten wählte ich *Pinus silvestris* und *Ailanthus glandulosa*, von epinastischen *Fagus silvatica* und *Tilia parvifolia*. Dass die seitlichen Sprossachsen der genannten Arten einen nach beiden Richtungen der Lotlinie sehr ungleich entwickelten Holzkörper besitzen, darf ich als bekannt voraussetzen. Ich kann mich bezüglich ihrer auf einige allgemeinere Angaben beschränken, ohne auf die Zuwachsgrössen der einzelnen aufeinanderfolgenden Holzringe einzugehen. Dagegen gebe ich von den genannten vier Arten Spezialaufnahmen einer grösseren Zahl von Wurzeln, welche in 75 *cm* oder noch grösserer Entfernung von der Ursprungstelle am Stamme und fast durchweg in mehr als 30 *cm* Entfernung von der Bodenoberfläche in annähernd horizontaler Lage erwachsen waren. Bei diesen Wurzeln wurde darauf geachtet, dass die betreffenden Stellen, denen sie entnommen wurden, möglichst

---

1) Auch in der Abhandlung von L. LÄMMERMAYR, Beiträge zur Kenntnis der Heterotrophie von Holz und Rinde (Sitzungsber. der Kaiserl. Akad. der Wiss. in Wien, Bd. 101 (1901), S. 29 ff.), welche zahlreiche interessante Tatsachen enthält, ist nur der Gesamtzuwachs des Holzes und der Rinde, nicht der Anteil der einzelnen Holzringe an ersteren bestimmt. Ich finde in derselben auch keine Angaben über die Tiefe, in welcher die Wurzeln unterhalb der Bodenoberfläche erwachsen waren. Da der Verfasser die von ihm untersuchten Wurzeln von ihrer Ursprungstelle am Stamme an verfolgt hatte und sie hier vielfach über den Boden hervortraten (vgl. l. c., S. 43), vermute ich, dass die meisten Wurzeln auch in weiterer Entfernung vom Stamme sich in geringer Tiefe unter der Bodenoberfläche befanden.

2) Untersuchungen über den Einfluss der Lage auf die Gestalt der Pflanzenorgane. I. Die Anisomorphie der Pflanze (Situngsber. d. Kaiserl. Akad. der Wiss. in Wien, Bd. 101, Abt. 1, S. 685).

3) l. c., S. 43.

wenig von Fussgängern betreten waren, weil die Druckverhältnisse für Ober- und Unterseite anderenfalls erhebliche Änderungen erfahren hätten. Für *Pinus silvestris* und *Fagus silvatica* folgen dann noch eine Anzahl von Aufnahmen an noch lebenskräftigen Wurzeln, welche durch Unterwaschung an Abhängen auf Strecken von mindestens 25 *cm*, meist aber mehr, freigelegt waren und deren Oberseite von mir selbst vor dem Absägen an Ort und Stelle bezeichnet war. Der grosse Unterschied solcher Wurzeln von denen, die in normaler Weise sich dauernd in der Erde befunden hatten, springt deutlich in die Augen.

Die Schnitte, welche den folgenden Einzelangaben zugrunde liegen, wurden sämtlich von dem Gärtner und Diener am botanischen Institut der Kgl. Landwirtschaftlichen Hochschule in Berlin, Herrn BEHSE mittels eines in der Fabrik von LEPPIN & MASCHE in Berlin angefertigten Holzhobels hergestellt. Sie waren dem mittleren Teile des jeweils zur Untersuchung bestimmten Wurzelstückes entnommen. Die Nachbarschaft von Tochterwurzeln, welche eine einseitige Förderung der Holzringe bewirkt hätte, wurde vermieden und darauf geachtet, dass die durchschnittenen Wurzeln vollkommen gesund waren. Vor dem Einspannen wurde die ursprünglich zenithwärts gekehrte Seite durch einen Einschnitt, welcher durch die Rinde bis in den Holzkörper drang, bezeichnet.

I. Pinus silvestris.

Bei den Coniferen ist die Hyponastie, wie schon CARL SCHIMPER angegeben hatte, an beblätterten Zweigen sehr deutlich ausgesprochen. WIESNER[1]) fand sie allgemein verbreitet, wenn auch nicht immer in gleichem Maasse ausgeprägt. Bei *Pinus silvestris* zeigen die einzelnen Holzringe, wie ich fand, mitunter Ausnahmen von der Regel.[2]) Das Holz der Unterseite ist nicht nur durch massigere Entwickelung, sondern auch durch seine Qualität von derjenigen der Oberseite verschieden. Es tritt hier das sogenannte „Rotholz“ auf, das sich schon bei Betrachtung mit unbewaffnetem Auge als bräunlichrote Zone abhebt.[3])

---

1) Untersuchung über den Einfluss der Lage usw. (Sitzungsber. der Kaiserl. Akad. der Wiss. in Wien, Bd. 101, Abt. 1 (1892), S. 679).

2) Vgl. auch URSPRUNG, Untersuchungen über das exzentrische Dickenwachstum an Stämmen und Ästen (Beihefte zum Botanischen Centralblatt, 19. 1. (1905), S. 279).

3) ROBERT HARTIG, Das Rotholz der Fichte (Forstl. naturw. Zeitschrift, V. (1896), S. 96ff).

Die innersten Holzringe der Wurzel sind, wie schon H. VON MOHL[1]) fand, verhältnismässig schwach entwickelt und infolge der Dünnwandigkeit ihrer Spätholzelemente weniger scharf von einander abgegrenzt als in oberirdischen Achsen. In den späteren Holzringen wird das Wurzelholz dem Stamm- und Astholze ähnlicher, sowohl in der Dicke der Holzringe als auch in der stärkeren Wandverdickung der Spätholzelemente. Die letzten Holzringe alter Wurzeln werden den ersten im Bau der Zellen wieder ähnlicher. Diese Regel erleidet indes, wie ich fand, zahlreiche Ausnahmen.

A. Bodenwurzeln.

Bei den drei ersten Aufnahmen (Nr. 1—3) wurden an derselben Wurzel mehrere, in regelmässigen Abständen aufeinander folgende Teile untersucht. Als Resultat ergab sich, dass das Dickenwachstum einer Wurzel in ihrem Verlaufe grosse Abweichungen in verschiedenen Richtungen zeigt. Bei den übrigen der untersuchten Bodenwurzeln begnügte ich mich damit, einen beliebigen der aus der Mitte entnommenen Schnitte herauszugreifen und der Untersuchung zu unterwerfen.

Die Zahl der Holzringe lässt sich, wie schon HUGO VON MOHL[2]) hervorhebt, an Wurzeln nicht mit voller Sicherheit feststellen.

Nr. 1.

Das 80 *cm* lange Wurzelstück wurde in acht Abschnitte von je 10 *cm* Länge zerlegt, und aus der Mitte jedes Stückes ein Schnitt untersucht. An den ersten sechs Stücken waren sieben Holzringe deutlich unterscheidbar; in den beiden letzten waren die Grenzen weniger deutlich.

Erstes Stück.

Querschn. annähernd kreisförmig. Vertik. Durchm. 18,5 *mm*; horiz. Durchm. 18 *mm*. Oberer und unterer Teil des Holzkörpers annähernd gleich stark gefördert. In den mittleren Holzringen war der untere, in den letzten der obere etwas stärker gefördert.

Zweites Stück.

Querschn. breit-oval. Vertik. Durchm. 19 *mm*; horiz. Durchm. 16,7 *mm*. Unterer Teil des Holzk. im Ganzen ein wenig stärker gefördert. Die ersten beiden Holzringe allseitig annähernd gleich, die folgenden an der Unterseite ein wenig stärker als an der Oberseite gefördert.

Drittes Stück.

Querschn. ziemlich regelmässig breit-oval. Vertik. Durchm. 18,9 *mm*; horiz. Durchm. 16,0 *mm*. Oberer und unterer Teil des Holzkörpers im ganzen ziemlich gleich stark gefördert. Erster Holzring allseitig ziemlich gleich stark, die folgenden vier an der Unterseite, die letzten zwei an der Oberseite überwiegend gefördert.

---

1) Einige anatomische und physiologische Bemerkungen über das Holz der Baumwurzeln (Botan. Zeitung, 1862, S. 237).

2) Botan. Zeitung, 1862, S. 228, Anm.

Viertes Stück.

Querschn. schief-oval. Vertik. Durchm. 18 *mm*; horiz. Durchm. 17,1 *mm*. Oberer Teil des Holzkörpers im ganzen ein wenig stärker als der untere Teil gefördert. Erster und zweiter Holzring schief nach abwärts; die übrigen schief nach aufwärts oder genau zenitwärts am stärksten gefördert.

Fünftes Stück.

Querschn. nahezu kreisförmig. Vertik. Durchm. 17,3 *mm*; horiz. Durchm. 17,3 *mm*. Holzkörper in seiner Gesamtheit schief nach abwärts am stärksten gefördert. Erster Holzring schief nach aufwärts, einer der mittleren nach beiden Seiten, die übrigen schief nach abwärts am stärksten gefördert.

Sechstes Stück.

Querschn. nahezu kreisförmig. Vertik. Durchm. 16,4 *mm*; horiz. Durchm 16,2 *mm*. Holzkörper im ganzen an der Unterseite etwas stärker als an der Oberseite gefördert. Erster Holzring allseitig nahezu gleichmässig; zweiter bis vierter Holzring schwach epinastisch; letzter Holzring schwach hyponastisch.

Siebentes Stück.

Querschn. schief quer-oval. Vertik. Durchm. 15,8 *mm*; horiz. Durchm. 16,4 *mm*. Holzkörper im ganzen schief nach abwärts am stärksten gefördert. Einzelne der undeutlich abgegrenzten Holzringe schief nach abwärts, einige wenige seitlich am stärksten gefördert.

Achtes Stück.

Querschn. unregelmässig längs-oval. Vertik. Durchm. 16,2 *mm*; horiz. Durchm. 15 *mm*. Holzkörper im ganzen sehr schwach hyponastisch. Erste drei Holzringe allseitig annähernd gleichmässig; die äusseren an der Unterseite ein wenig stärker gefördert.

Nr. 2.

Aus dem 64 *cm* langen Wurzelstücke wurden sechs aneinanderschliessende Stücke von je 10 *cm* Länge herausgeschnitten. Weitere Behandlung wie oben. In den ersten beiden Stücken wurden zwölf, in den folgenden vier je zehn Holzringe gezählt.

Erstes Stück.

Querschn. unregelmässig schief-oval. Vertik. Durchm. 11,2 *mm*; horiz. Durchm. 12 *mm*. Holzkörper in seiner Gesamtheit am stärksten schief nach unten und demnächst an der gegenüberliegenden Seite am stärksten, in der darauf senkrechten Richtung erheblich schwächer gefördert. Die ersten vier Holzringe waren schief nach oben und gegenüber schief nach unten ungefähr gleich stark, die folgenden ein wenig mehr schief nach unten als schief nach oben gefördert.

Zweites Stück.

Querschn. ziemlich regelmässig quer-oval. Vertik. Durchm. 10,4 *mm*; horiz. Durchm. 10,8 *mm*. Holzkörper in seiner Gesamtheit am stärksten nach einer Seite, an der Oberseite stärker als an der Unterseite gefördert. Die einzelnen Holzringe zum Teil seitlich, zum Teil schief nach oben am stärksten gefördert.

Drittes Stück.

Querschn. ziemlich regelmässig quer-oval. Vertik. Durchm. 8,2 *mm*; horiz. Durchm. 9,7 *mm*. Holzkörper in seiner Gesamtheit nach oben und schief nach oben am stärksten gefördert. Erster Holzring allseitig ziemlich gleichmässig zweiter Holzring nach einer Seite am stärksten, vorletzter Holzring an der Unterseite, die übrigen schief nach oben oder genau oben am stärksten gefördert.

Viertes Stück.

Querschn. schief-oval. Vertik. Durchm. 9,2 *mm*; horiz. Durchm. 9,1 *mm*. Holzkörper in seiner Gesamtheit schief nach oben am stärksten gefördert. Der Radialdurchm. des oberen Teiles nahezu doppelt so lang als der des unteren Teiles. Erster Holzring allseitig annähernd gleich stark; zweiter und dritter Holzring schief nach unten; die meisten folgenden schief nach oben gefördert.

Fünftes Stück.

Querschn. ziemlich regelmässig quer-oval. Vertik. Durchm. 8,5 *mm*; horiz. Durchm 9,2 *mm*. Holzkörper in seiner Gesamtheit schwach epinastisch. Die beiden ersten und der letzte Holzring nach beiden Seiten am stärksten gefördert; die übrigen Holzringe allseitig ziemlich gleichmässig gefördert.

Sechstes Stück.

Querschn. annähernd kreisförmig. Vertik. Durchm. 8,2 *mm*; horiz. Durchm. 8,2 *mm*. Oberseite des Holzkörpers deutlich stärker gefördert als die Unterseite (Verhältnis der Radien etwa wie 4 : 3). Erster Holzring allseitig ziemlich gleichmässig, die folgenden an der Oberseite schwach gefördert.

Nr. 3.

Aus dem 51 *cm* langen Wurzelstücke wurden fünf aneinanderschliessende Stücke von ja 10 *cm* Länge herausgeschnitten, und jedes in seinem mittleren Teile untersucht. In den ersten vier Stücken wurden acht, in dem letzten sieben Holzringe gezählt.

Erstes Stück.

Querschn. unregelmässig schief-oval. Vertik. Durchm. 16,4 *mm*; horiz. Durchm. 17,9 *mm*. Holzkörper in seiner Gesamtheit im oberen und unteren Teile ziemlich gleich stark gefördert. Erster und zweiter Holzring schief nach oben ein wenig stärker als nach anderen Richtungen gefördert; die nächsten zwei Holzringe allseitig ziemlich gleichmässig; die letzten Holzringe nach einer Seite am stärksten gefördert.

Zweites Stück.

Querschn. schief-quer-oval. Vertik. Durchm. 14,4 *mm*; horiz. Durchm. 17,1 *mm*. Holzkörper in seiner Gesamtheit an der Unterseite etwas stärker als an der Oberseite gefördert (Verhältnis der Radien etwa wie 5 : 4). Erster Holzring nach beiden Seiten sehr wenig mehr als nach oben und unten gefördert. Folgende Holzringe allseitig ziemlich gleichmässig; letzter Holzring nach einer Seite am stärksten gefördert.

Drittes Stück.

Querschn. annähernd kreisförmig. Vertik. Durchm. 15 *mm*; horiz. Durchm. 15 *mm*. Holzkörper in seiner Gesamtheit im unteren Teile etwas stärker gefördert, als nach oben, am meisten schief nach unten. Erster bis vierter Holzring nach derselben Seite schief nach abwärts am stärksten gefördert. Letzte Holzringe nach der anderen Seite, und zwar ziemlich genau seitwärts am stärksten gefördert.

Viertes Stück.

Querschn. schief-quer-oval. Vertik. Durchm. 14,8 *mm*; horiz Durchm. 16 *mm*. Holzkörper in seiner Gesamtheit in der unteren Hälfte ein wenig stärker als in der oberen gefördert, am meisten schief nach unten. Erste beiden Holzringe nach beiden Seiten ein wenig überwiegend, folgende zwei Holzringe nach allen Richtungen annähernd gleick stark; die letzten schief nach unten gefördert.

Fünftes Stück.

Querschn. quer-oval, etwas schief. Vertik. Durchm. 14 *mm*; horiz. Durchm. 15,1 *mm*. Holzkörper in seiner Gesamtheit im unteren Teile um ein Geringes stärker gefördert als im oberen, am meisten schief nach unten und demnächst in entgegengesetzter Richtung schief nach oben. Erster Holzring schief nach oben und demnächst in entgegengesetzter Richtung schief nach unten ein wenig stärker gefördert als in anderen Richtungen. Letzter Holzring schief nach unten und demnächst in entgegengesetzter Richtung schief nach oben am meisten gefördert.

Nr. 4.

Querschn. schief-oval. Vertik. Durchm. 35 *mm*; horiz. Durchm. 33,2 *mm*. Etwa 50 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit unten erheblich stärker als oben (Verhältnis der Radien 25 : 8), am stärksten schief nach unten gefördert. Sämtliche Holzringe mehr oder weniger stark hyponastisch oder schief-hyponastisch.

Bei dieser aussergewöhnlich stark hyponastischen Wurzel war es auffällig, dass das Spätholz in den einzelnen Ringen verhältnismässig stärker entwickelt war, als dies sonst bei Bodenwurzeln der Fall ist. Ich vermute daher, dass diese Wurzel zunächst in geringer Tiefe unterhalb der Bodenoberfläche erwachsen und erst durch nachträgliche Bodenbedeckung in tiefere Lage gelangt ist.

Nr. 5.

Querschn. schief-breit-oval. Vertik. Durchm. 17,5 *mm*; horiz. Durchm. 17,2 *mm*. Etwa 29 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit schwach, aber deutlich epinastisch. Erster Holzring allseitig nahezu gleichmässig; die meisten folgenden Holzringe schief nach oben am meisten gefördert.

Nr. 6.

Querschn. fast genau kreisförmig. Vertik. Durchm. 17,5 *mm*; horiz. Durchm. 18 *mm*. Etwa 21 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit allseitig fast gleichmässig ausgebildet, sehr wenig epinastisch. Die einzelnen Holzringe zeigten nur sehr geringe Abweichungen von allseitig gleichmässiger Förderung.

Nr. 7.

Querschn. unregelmässig schief-oval. Vertik. Durchm. 23,6 *mm*; horiz. Durchm. 22,4 *mm*. Etwa 26 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit kaum merklich epinastisch. Einzelne Holzringe in sehr verschiedenen Richtungen in geringem Maasse überwiegend gefördert.

Nr. 8.

Querschn. unregelmässig längs-oval. Vertik. Durchm. 17 *mm*; horiz. Durchm. 14,6 *mm*. Etwa 12 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit deutlich schief-hyponastisch. Erste sechs Holzringe nach oben und unten (mit geringer seitlicher Abweichung) annähernd gleich stark, rechtwinklig hierzu schwächer gefördert; die beiden folgenden annähernd allseitig gleichmässig; die letzten vier stark schief hyponastisch.

Nr. 9.

Querschn. schief-breit-oval. Vertik. Durchm. 14 *mm*; horiz. Durchm. 15,1 *mm*. Etwa 10 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit sehr schwach hyponastisch, am stärksten schief einseitig gefördert. Alle Holzringe mit geringen Abweichungen schief-oben und in derselben Richtung schief-unten am stärksten gefördert. Rechtwinklig hierzu war die Förderung gering bis auf die beiden äussersten Holzringe, welche sich in dieser Richtung einseitig stark hervorwölbten.

Nr. 10.

Querschn. ziemlich regelmässig quer-oval. Vertik. Durchm. 35,8 *mm*; horiz. Durchm. 38,3 *mm*. Etwa 53 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit an Ober- und Unterseite ziemlich gleich stark gefördert, nach den beiden Seiten hin in gleichem Maasse etwas stärker. Während mehrere der inneren Holzringe eine geringe überwiegende Förderung der Oberseite zeigten, trat eine solche an den äussersten Holzringen meist an der Unterseite hervor.

Nr. 11.

Querschn. unregelmässig quer-oval. Vertik. Durchm. 21 *mm*; horiz. Durchm. 23,3 *mm*. Etwa 32 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit nach oben und unten annähernd gleich stark, nach einer Seite erheblich stärker als nach der entgegengesetzten Seite gefördert (Verhältnis etwa wie 3 : 1). Erste Holzringe meist nach der schwächeren Seite ein wenig mehr, letztere nach der stärkeren Seite erheblich mehr gefördert.

Nr. 12.

Querschn. ziemlich regelmässig längs-oval. Vertik. Durchm. 33,3 *mm*; horiz. Durchm. 28 *mm*. Etwa 62 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit schwach, aber deutlich hyponastisch (Verhältnis etwa 4 : 5). Unter den ersten Holzringen befinden sich mehrere schief-epinastische; die mittleren sind meist deutlich hyponastisch, die äussersten 19 an Ober- und Unterseite meist gleich schwach gefördert.

Nr. 13.

Querschn. nahezu kreisförmig. Vertik. Durchm. 15,4 *mm*; horiz. Durchm. 15,2 *mm*. Etwa 26 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit allseitig annähernd gleichmässig gefördert. Die einzelnen Holzringe waren ebenfalls nach allen Richtungen annähernd gleichmässig gefördert.

Nr. 14.

Querschn. schief-oval. Vertik. Durchm. 17 *mm*; horiz. Durchm. 19,9 *mm*. Etwa 30 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit nach oben und unten annähernd gleichmässig gefördert, am meisten schief nach oben und demnächst auf der gegenüberliegenden Seite schief nach unten. Die ersten 12 Holzringe schief-hyponastisch oder hyponastisch; die folgenden fast sämtlich schief-epinastisch.

Nr. 15.

Querschn. unregelmässig kreisförmig. Vertik. Durchm. 9,5 *mm*; horiz. Durchm. 10 *mm*. Etwa 17 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit an der Unterseite ein wenig stärker als an der Oberseite gefördert, bei weitem am stärksten genau nach einer Seite. Fast sämtliche Holzringe waren nach derselben Seite am meisten gefördert.

Nr. 16.

Querschn. unregelmässig schief-oval. Vertik. Durchm. 14,5 *mm*; horiz. Durchm. 16 *mm*. Etwa 32 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit an der Unterseite deutlich stärker als an der Oberseite gefördert. Die ersten zwei Holzringe schief nach unten, die folgenden acht schief nach oben, die meisten folgenden sehr stark einseitig oder schief nach unten gefördert.

Nr. 17.

Querschn. unregelmässig längs-oval. Vertik. Durchm. 14 *mm*; horiz. Durchm. 13,8 *mm*. Etwa 26 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit ziemlich stark epinastisch (Verhältnis des Durchm. von Ober- und Unterseite nahezu wie 2 : 1). Die ersten vier Holzringe ziemlich gleichmässig, die folgenden zwei einseitig am stärksten gefördert, die äussersten grösstenteils epinastisch oder schief-epinastisch.

Nr. 18.

Quersch. annähernd regelmässig längs-oval. Vertik. Durchm. 29,5 *mm*; horiz. Durchm. 28 *mm*. Etwa 44 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit oben und unten in gleichem Maasse, nach beiden Seiten etwas weniger gefördert. Erste vier Holzringe schief nach unten, einige der folgenden nach oben und schief nach oben, andere annähernd gleichmässig gefördert. Letzte Holzringe nach unten und schief nach unten schwach gefördert.

Nr. 19.

Querschn. unregelmässig schief-oval. Vertik. Durchm. 18,2 *mm*; horiz. Durchm. 16,8 *mm*. Etwa 22 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit an der Unterseite um ein sehr Geringes stärker als an der Oberseite gefördert, am meisten nach einer Seite und schief nach unten. Erster Holzring allseitig ziemlich gleichmässig, folgende zehn Holzringe schief nach oben, zwölfter und dreizehnter Holzring ziemlich genau einseitig, die meisten der letzten schief nach unten überwiegend gefördert.

B. Wurzeln, welche streckenweise vom Boden entblösst und allseitig von Luft umgeben waren.[1])

Nachdem die Oberseite an Ort und Stelle bezeichnet war, wurde der mittlere Teil für die Untersuchung herausgeschnitten.

Nr. 1.

Querschn. nahezu kreisförmig. Vertik. Durchm. 12,8 *mm*; horiz. Durchm. 12,6 *mm*. Etwa 4 Holzringe. Erster und zweiter Holzring schief nach oben am stärksten, schief nach unten etwas schwächer, nach den übrigen Richtungen noch schwächer gefördert. Dritter Holzring schwach, vierter stark hyponastisch (der letzte Holzring maass zenithwärts 13, nadirwärts 36 Teilstriche des Okular-Mikrometers.

Nr. 2.

Querschn. unregelmässig breit-oval. Vertik. Durchm. 19,6 *mm*; horiz. Durchm. 18,7 *mm*. Etwa 9 Holzringe. Die ersten vier Holzringe schief-hyponastisch; die letzten fünf Holzringe stark hyponastisch. Die letzten fünf Holzringe maassen zenithwärts 55 Teilstr., nadirwärts 194 Teilstr.

Nr. 3.

Querschn. schief-breit-oval. Vertik. Durchm. 24,8 *mm*; horiz. Durchm. 22,5 *mm*. Etwa 15 Holzringe. Erster Holzring schief epinastisch; zweiter schwach epinastisch; folgende meist hyponastisch oder schief hyponastisch.

---

1) Diese Wurzeln stammten aus den Forsten von Eberswalde. Herrn Oberforstmeister Dr. MÖLLER, welcher mir die Erlaubnis zur Entnahme derselben gab, und Herrn Forstassessor HAACK, welcher mich beim Aufsuchen derselben unterstützte und mir später noch eine grössere Zahl solcher Wurzeln übersandte, spreche ich meinen besten Dank aus.

Nr. 4.

Querschn. ziemlich regelmässig breit-oval. Vertik. Durchm. 19 *mm*; horiz. Durchm. 18,2 *mm*. Etwa 8 Holzringe. Erster Holzring schwach hyponastisch; der zweite nach oben und unten annähernd gleich stark gefördert; die folgenden deutlich hyponastisch. Die letzten drei Holzringe maassen zusammen zenithwärts 29 Teilstr., nadirwärts 66 Teilstr.

Nr. 5.

Querschn. unregelmässig breit-oval. Vertik. Durchm. 12,8 *mm*; horiz. Durchm. 12,2 *mm*. Etwa 12 Holzringe. Der erste Holzring war nach allen Seiten ziemlich gleichmässig, der zweite war schief epinastisch, der dritte und vierte einseitig (nach derselben Seite) am stärksten, die folgenden Holzringe waren schief an der Unterseite, die letzten vier ziemlich genau an der Unterseite am stärksten gefördert. Die letzten sechs Holzringe, welche sich nur an der Unterseite deutlich gegeneinander abgrenzten, maassen in ihrer Gesamtheit zenithwärts 6, nadirwärts 42 Teilstr.

Nr. 6.

Querschn. unregelmässig breit-oval. Vertik. Durchm. 20,6 *mm*; horiz. Durchm. 19,8 *mm*. Etwa 5 Holzringe. Die ersten beiden Holzringe waren nach einer Seite am stärksten gefördert, der dritte Holzring allseitig annähernd gleichmässig, der vierte schief nach oben und schief nach unten sehr wenig stärker als nach den anderen Richtungen gefördert. Der letzte Holzring war deutlich hyponastisch. Derselbe hatte zenithwärts einen Durchm. von 34, nadirwärts einen solchen von 57 Teilstr.

Nr. 7.

Querschn. schief-breit-oval. Vertik. Durchm. 12,2 *mm*; horiz. Durchm. 14,7 *mm*. Etwa 14 Holzringe. Holzkörper im ganzen schwach, aber deutlich epinastisch. Die ersten vier Holzringe schief nach unten und demnächst schief nach oben am stärksten, die folgenden im ganzen nach oben ein wenig stärker als nach unten, die letzten zwei Holzringe schief nach oben am stärksten gefördert.

Nr. 8.

Querschn. unregelmässig breit-oval. Vertik. Durchm. 26 *mm*; horiz. Durchm. 25,7 *mm*. Etwa 39 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit stark hyponastisch. Mit Ausnahme des ersten Holzringes, welcher sich nach allen Seiten ziemlich gleichmässig entwickelt hatte, waren fast alle Holzringe hyponastisch oder schief-hyponastisch, besonders stark die letzten sieben Holzringe.

Nr. 9.

Querschn. unregelmässig quer-oval. Vertik. Durchm. 17 *mm*; horiz. Durchm. 20,2 *mm*. Etwa 18 Holzringe. Erster Holzring allseitig ziemlich gleichmässig entwickelt. Fast alle späteren Holzringe mehr oder weniger stark hyponastisch oder schief-hyponastisch; nur der viertletzte schwach unregelmässig epinastisch.

Nr. 10.

Querschn. unregelmässig kreisförmig. Vertik. Durchm. 42 *mm*; horiz. Durchm. 43 *mm*. Etwa 15 Holzringe. Erster Holzring beiderseits am stärksten, nach oben und unten annähernd gleich entwickelt. Die meisten der folgenden Holzringe, besonders die letzten, deutlich hyponastisch.

Nr. 11.

Querschn. ziemlich regelmässig quer-oval. Vertik. Durchm. 19 *mm*; horiz. Durchm. 21,4 *mm*. Etwa 17 Holzringe. Die 16 ersten Holzringe waren meist nach oben und unten annähernd gleich stark gefördert, in horizontaler Richtung etwas stärker als in vertikaler; der letzte Holzring war deutlich hyponastisch.

Nr. 12.

Querschn. unregelmässig kreisförmig. Vertik. Durchm. 43,8 *mm*; horiz. Durchm. 44,8 *mm*. Etwa 37 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit sehr schwach hyponastisch. Erster Holzring ziemlich gleichmässig entwickelt, die meisten der folgenden schief nach unten, einzelne schief nach oben am stärksten entwickelt. Von den letzten zehn Holzringen waren einzelne schwach aber deutlich hyponastisch: die meisten waren epinastisch. Im ganzen zeigte diese Wurzel grosse Unregelmässigkeiten.

Nr. 13.

Querschn. nahezu regelmässig kreisförmig. Vertik. Durchm. 34 *mm*; horiz. Durchm. 35,1 *mm*. Etwa 9 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit stark hyponastisch (Verhältnis des oberen und unteren Radius etwa wie 1 : 2). Erster Holzring schwach epinastisch; zweiter Holzring einseitig am stärksten gefördert: dritter Holzring schwach epinastisch; vierter Holzring nach derselben Richtung wie 2 am stärksten gefördert; alle folgenden hyponastisch, die letzten Holzringe sehr stark hyponastisch.

Nr. 14.

Querschn. unregelmässig oval. Vertik. Durchm. 28,5 *mm*; horiz. Durchm. 28 *mm*. Etwa 52 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit sehr deutlich hyponastisch (Verhältnis der Radien nahezu wie 1 : 2). Die ersten zehn Holzringe waren schief nach oben und schief nach unten ein wenig stärker gefördert als in anderen Richtungen, nach oben und unten in annähernd gleichem Maasse. Die folgenden Holzringe sämtlich hyponastisch, die letzten in erheblichem Maasse.

Nr. 15.

Querschn. schief-oval. Vertik. Durchm. 38,5 *mm*; horiz. Durchm. 35 *mm*. Etwa 16 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit sehr deutlich hyponastisch (Verhältnis der Radien nahezu wie 1 : 2). Erster Holzring allseitig gleich gefördert; die sechs folgenden sämtlich in derselben Richtung schief nach unten am stärksten gefördert; der achte Holzring nach oben und unten gleich stark, nach einer Seite ein wenig stärker gefördert. Die letzten acht Holzringe sehr stark hyponastisch.

Nr. 16.

Querschn. unregelmässig kreisförmig. Vertik. Durchm. 32 *mm*; horiz. Durchm. 32 *mm*. Etwa 14 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit deutlich hyponastisch. Erster und zweiter Holzring schwach hyponastisch; dritter Holzring schwach epinastisch; vierter bis sechster Holzring allseitig ziemlich gleichmässig; siebenter Holzring schief hyponastisch; die folgenden sämtlich hyponastisch, die meisten in erheblichem Maasse.

Nr. 17.

Querschn. unregelmässig kreisförmig. Vertik. Durchm. 19,1 *mm*; horiz. Durchm. 19,3 *mm*. Etwa 15 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit allseitig ziemlich gleichmässig entwickelt. Die ersten fünf Holzringe allseitig ziemlich gleichmässig, die vier folgenden schwach hyponastisch, der folgende schwach schief-epinastisch, der letzte schwach hyponastisch.

Nr. 18.

Querschn. unregelmässig quer-oval. Vertik. Durchm. 16,2 *mm*; horiz. Durchm. 16,8 *mm*. Etwa 13 Holzinge. Holzkörper in seiner Gesamtheit schwach hyponastisch. Die sechs ersten Holzringe schief nach abwärts, die zwei nächsten annähernd senkrecht hierzu schief nach aufwärts, der folgende schief nach abwärts, die zwei folgenden einseitig, die zwei letzten schief nach abwärts überwiegend gefördert.

Nr. 19.

Querschn. ziemlich regelmässig längs-oval. Vertik. Durchm. 19,8 *mm*; horiz. Durchm. 18 *mm*. Etwa 20 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit deutlich hyponastisch. Innerste zwei Holzringe allseitig annähernd gleichmässig, dritter bis sechster Holzring deutlich schief-epinastisch, siebenter bis achter schwach schief-epinastisch, die folgenden allseitig ziemlich gleichmässig, die letzten acht Holzringe stark hyponastisch oder schief-hyponastisch.

Nr. 20.

Querschn. unregelmässig längs-oval. Vertik. Durchm. 19,2 *mm*; horiz. Durchm. 17 *mm*. Etwa 16 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit stark hyponastisch (Verhältnis des oberen und unteren Radius etwa wie 1 : 2). Die ersten zwei Holzringe nach oben und unten annähernd gleich stark gefördert; die fünf folgenden sehr schwach hyponastisch; die neun letzten stark hyponastisch.

Nr. 21.

Querschn. unregelmässig schief-oval. Vertik. Durchm. 19,2 *mm*; horiz. Durchm. 19,2 *mm* Etwa 12 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit schwach schief-hyponastisch. Die drei innersten Holzringe nach allen Seiten ziemlich gleichmässig gefördert, die drei folgenden schwach schief-epinastisch, der folgende schwach schief-hyponastisch, der folgende einseitig am stärksten gefördert, die vier letzten nach der einen Seite erheblich stärker als nach der anderen, nach unten stärker als nach oben gefördert.

Nr. 22.

Querschn. unregelmässig quer-oval. Vertik. Durchm. 12 *mm*; horiz. Durchm. 13 *mm*. Etwa 11 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit schwach aber deutlich epinastisch. Erster Holzring allseitig ziemlich gleichmässig entwickelt, zweiter bis sechster Holzring schwach epinastisch, siebenter Holzring oben und unten annähernd gleich stark, achter bis neunter Holzring schwach schief-hyponastisch, zehnter bis elfter Holzring ziemlich stark epinastisch.

Nr. 23.

Querschn. nahezu kreisförmig. Vertik. Durchm. 12,4 *mm*; horiz. Durchm. 12,8 *mm*. Etwa 4 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit schwach schief-hyponastisch. Die innersten zwei Holzringe nach allen Seiten annähernd gleich stark gefördert. Dritter Holzring deutlich schief hyponastisch; vierter Holzring stärker schief-hyponastisch.

Nr. 24.

Querschn. nahezu kreisförmig. Vertik. Durchm. 13,4 *mm*; horiz. Durchm. 13,4 *mm*. Etwa 4 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit schwach schief-hyponastisch. Erster Holzring nach oben und unten ziemlich gleichmässig; zweiter Holzring nach unten und demnächst nach einer Seite am stärksten; dritter und vierter Holzring einseitig am stärksten, an der Unterseite stärker als an der Oberseite gefördert.

Nr. 25.

Querschn. unregelmässig schief-oval. Vertik. Durchm. 13,1 *mm*; horiz. Durchm. 12,1 *mm*. Etwa 15 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit deutlich schief-hyponastisch. Erster Holzring ziemlich unregelmässig, nach oben und unten annähernd gleich stark gefördert; folgende fast sämtlich schief-hyponastisch.

Nr. 26.

Querschn. unregelmässig schief-oval. Vertik. Durchm. 37 *mm*; horiz. Durchm. 32,9 *mm*. Etwa 21 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit stark hyponastisch (Verhältnis des oberen und unteren Radius nahezu wie 1 : 2. Erster und zweiter Holzring nach oben und unten ziemlich gleich stark gefördert, beiderseits ein wenig schwächer; dritter bis fünfter Holzring deutlich schief-epinastisch; sechster Holzring einseitig am stärksten gefördert; folgende Holzringe schwach hyponastisch oder schief-hyponastisch; die letzten Holzringe stark hyponastisch oder schief-hyponastisch.

Nr. 27.

Querschn. unregelmässig oval. Vertik. Durchm. 34 *mm*; horiz. Durchm. 30 *mm*. Etwa 20 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit stark schief-hyponastisch (Verhältnis des oberen zum unteren Durchmesser etwa wie $1:1^3/_4$). Erster bis dritter Holzring nach oben und unten annähernd gleich stark gefördert; die folgenden meist schief-hyponastisch, einzelne der äussersten in sehr starkem Maasse.

Ausser den vorstehend im Einzelnen geschilderten freiliegenden Wurzeln von *Pinus silvestris* haben mir noch 33 ähnliche Stücke zur Untersuchung vorgelegen, welche Herr Forstassessor HAACK, unter dessen Mitwirkung obige 27 Exemplare von mir gewonnen waren, an ähnlichen Stellen später allein gesammelt hatte. In ihrem Aussehen erwiesen sie sich als vollständig übereinstimmend mit den ersteren. Bei 29 von ihnen war der Holzkörper in seiner Gesamtheit deutlich (zum Teil stark) hyponastisch; bei zweien war der Holzkörper allseitig annähernd gleich stark gefördert; bei zweien war er schwach aber deutlich epinastisch. Die letzten Holzringe, auf die es ja bei den freien Wurzeln allein ankommt, zeigten sich, soweit die Betrachtung der Querschnittsfläche mit der Lupe Auskunft gab, an fast allen Exemplaren hyponastisch oder schief-hyponastisch, meist in erheblichem Maasse; nur an zwei Stücken waren sie nach einer Seite hin am stärksten gefördert, an einem nach oben, an einem schief nach oben, und an einem Exemplare war die Stärke des letzten Holzringes, infolge des durch frühere Verletzung hervorgerufenen unregelmässigen Dickenwachstums, nicht deutlich wahrnehmbar. Die Befunde an diesen 33 freien Wurzelstücken stimmten also, wie man sieht, mit denen an den obigen 27 freien Wurzeln genauer untersuchten mikroskopischen Schnitten im Wesentlichen überein. In der weit überwiegenden Mehrzahl der Fälle waren die letzten Holzringe entweder genau an der Unterseite oder schief nach unten gegenüber der Oberseite im Dickenwachstum gefördert. Wenn man berücksichtigt, dass auch an oberirdischen beblätterten Seitenachsen von *Pinus silvestris* gelegentlich Abweichungen von der normalen Hyponastie vorkommen, wird man, gegenüber den Befunden an solchen Wurzeln, welche während ihrer gesamten Lebensdauer in mehr als 20 *cm* Tiefe unter der Oberfläche im Boden verweilt hatten, an der Ähnlichkeit des einseitigen Dickenzuwachses frei-

gelegter Wurzeln mit denjenigen beblätterter Sprossachsen nicht zweifeln. Auch darin spricht sich die Ähnlichkeit beider aus, dass die letzten Holzringe später freigelegter Wurzeln sich viel schärfer von einander abgrenzen als ihre inneren Holzringe, und dass sie häufig Rotholz enthalten. Die inneren Ringe, welche sich unter Bedeckung mit Boden entwickelt hatten, stimmen in der Holzstruktur mit derjenigen der von H. VON MOHL[1]) geschilderten Bodenwurzeln überein. Ihre gegenseitige Abgrenzung ist häufig eine so wenig scharfe, und die an der geförderten Seite unterscheidbaren Ringe verschmelzen an der geminderten Seite so häufig miteinander, dass die Bestimmung des Lebensalters der *Pinus*-Wurzeln in hohem Maasse der Willkür des Beobachters anheimgegeben ist. Ich habe mich bei den vorstehenden Zählungen stets an die geförderte Seite des Holzkörpers gehalten.

II. Ailanthus glandulosa.

Diese Art gehört zu den wenigen dikotylen Laubhölzern, deren seitlich gerichtete beblätterte Achsen deutlich hyponastisch sind. Der Grad der Hyponastie ist im einzelnen aber ein sehr verschiedener. Bei manchen Seitenästen ist die Unterseite des Holzkörpers nur schwach, bei anderen sehr stark im Vergleich zur Oberseite gefördert. So liegt mir der Querschnitt eines nahezu horizontalen Seitenastes mit 26 sehr deutlich abgegrenzten Holzringen vor (vertik. Durchm. 120 *mm*; horiz. Durchm. 125 *mm*), dessen Holzkörper an der zenithwärts gekehrten Seite 16,5 *mm*, an der nadirwärts gekehrten Seite 83,3 *mm* radialen Durchmesser besitzt. An der Förderung der Unterseite nehmen alle Holzringe, wenn auch in verschiedenem Maasse teil.[2])

In den Wurzeln ist die Abgrenzung der Holzringe viel weniger deutlich als in den Sprossachsen.

Bodenwurzeln.

Nr. 1.

In etwa 1 *m* Tiefe dem Boden entnommen. Querschn. unregelmässig längsoval. Vertik. Durchm. 57,2 *mm*: horiz. Durchm. 49,8 *mm*. Etwa 14 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit schwach hyponastisch (oberer Durchm. 23,5 *mm*; unterer Durchm. 29,4 *mm*). Die ersten Holzringe waren an der Oberseite, die letzten an der Unterseite schwach aber deutlich gefördert. Im mittleren Teile befand sich ein nach oben und unten annähernd gleich stark geförderter Holzring.

1) Botan. Zeitung 1862, S. 237, Sp. 2.

2) Vgl. WIESNER, Anisomorphie der Pflanze (1892), S. 680.

Nr. 2.

In etwa 50 *cm* Tiefe dem Boden entnommen. Querschn. ziemlich regelmässig quer-oval. Vertik. Durchm 14,6 *mm*; horiz. Durchm. 16,5 *mm*. Etwa 10 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit stark hyponastisch (Verhältnis des oberen und unteren Radius etwa wie 1 : 3,5). Sämtliche Holzringe waren, soweit sich dies bei ihrer undeutlichen Abgrenzung ermitteln liess, stark hyponastisch.

Nr. 3.

Querschn. schief-oval. Vertik. Durchm. 15,6 *mm*; horiz. Durchm. 16 *mm*. Etwa 10 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit schief hyponastisch, im unteren Teile schwach aber deutlich stärker gefördert als im oberen Teile. Die sehr undeutlich abgegrenzten Holzringe schienen sämtlich schief nach unten am stärksten gefördert zu sein.

Nr. 4.

Querschn. unregelmässig quer-oval. Vertik. Durchm. 13,7 *mm*; horiz. Durchm. 15,6 *mm*. Etwa 11 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit schwach schief-epinastisch, im oberen Teile schwach aber deutlich stärker gefördert als im unteren Teile. Innere Holzringe epinastisch oder schief-epinastisch; äussere Holzringe einseitig am stärksten gefördert.

Nr. 5.

Querschn. unregelmässig kreisförmig. Vertik. Durchm. 10,3 *mm*; horiz. Durchm. 11 *mm*. Etwa 11 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit ziemlich stark schief-epinastisch (Verhältnis der beiden extremen Radien nahezu wie 2 : 1), an der Oberseite deutlich stärker als an der Unterseite gefördert. Innerste zwei Holzringe allseitig nahezu gleichmässig gefördert; alle übrigen schief-epinastisch.

Nr. 6.

In mehr als 50 *cm* Tiefe unter der Bodenoberfläche. Querschn. fast genau kreisförmig. Vertik Durchm. 30,5 *mm*; horiz. Durchm. 30,3 *mm*. Zahl der Holzringe wegen undeutlicher Abgrenzung nicht bestimmbar. Holzkörper in seiner Gesamtheit nach oben und unten gleich stark gefördert (Radius nach beiden Richtungen je 13 *mm*). Innerste Holzringe, soweit eine Bestimmung möglich war, allseitig annähernd gleich stark gefördert. Bei den folgenden Ringen war eine Abgrenzung auch nicht andeutungsweise kenntlich.

Nr. 7.

In mehr als 50 *cm* Tiefe unter der Bodenoberfläche. Querschn. schief-oval. Vertik. Durchm. 50,5 *mm*; horiz. Durchm. 52,5 *mm*. Zahl der Holzringe wegen undeutlicher Abgrenzung nicht bestimmbar. Holzkörper in seiner Gesamtheit schwach aber deutlich schief-hyponastisch. Radius des Holzkörpers zenitwärts 19,2 *mm*, nadirwärts 22,4 *mm*.

Die Zahl der *Ailanthus*-Wurzeln, welche mir zur Verfügung standen, ist offenbar eine zu geringe, um allgemeinere Schlüsse auf die Befunde bauen zu können. Die Zahl der im unteren Teile des Holzkörpers geförderten Wurzeln (Nr. 1, 2, 3, 7) war überwiegend, gegenüber denen, deren Holzkörper allseitig gleichmässig (Nr. 6) oder im oberen Teile stärker (Nr. 4 und 5) gefördert war. Es ist abzuwarten, ob ausgedehntere Untersuchungen nicht ein grösseres Gleichgewicht in den verschiedenen Richtungen des Dickenwachstums ergeben werden.

Wurzeln von *Ailanthus glandulosa*, welche an steilen Abhängen erwachsen und später vom Regen ausgewaschen und freigelegt worden wären, standen mir bisher leider nicht zur Verfügung. Es wäre von besonderem Interesse, diese Lücke auszufüllen, weil bei dieser Art der Bau des normalen Wurzelholzes auffällig von demjenigen des Stammholzes verschieden ist. Freigelegte Wurzeln werden im Bau des Holzkörpers den beblätterten Sprossen vermutlich ähnlicher sein.

III. Fagus silvatica.

Die Rotbuche ist ein allbekanntes Beispiel für die Förderung der Oberseite des Holzkörpers im Dickenwachstum horizontaler Seitenäste. Das Maass der Bevorzugung ist auch hier ein sehr verschiedenes. Im Extrem kann der Radius an der Oberseite das Mehrfache desjenigen der Unterseite betragen.

Im Gegensatze zu dem Holzkörper der beblätterten Seitenzweige ist die Abgrenzung von Holzringen in den Wurzeln, welche tief im Boden erwachsen sind, eine so schwache, dass sie für deren Altersbestimmung keinerlei Sicherheit bietet.

A. Bodenwurzeln.

Nr. 1.

Querschn. annähernd kreisförmig mit schwach abgeflachter Unterseite. Vertik. Durchm. 28 *mm*; horiz. Durchm. 29 *mm*. Alter wegen undeutlicher Abgrenzung der Holzringe nicht bestimmbar. Holzkörper in seiner Gesamtheit deutlich epinastisch (Radius zenithwärts 14,8 *mm*, nadirwärts 9,5 *mm*). Trotz undeutlicher Abgrenzung der Holzringe liess sich erkennen, dass die meisten Regionen des Holzkörpers epinastisch oder schief-epinastisch, die äusserste Region nach einer Seite am stärksten gefördert war.

Nr. 2.

Eine sehr kräftige, annähernd horizontale Wurzel. Es wurden von derselben zwei mehr als 20 *cm* von einander entfernte Stücke untersucht. Abgrenzung der Holzringe meist undeutlich.

2a.

Querschn. unregelmässig längs-oval. Vertik. Durchm. 66 *mm*; horiz. Durchm. 64,3 *mm*. Holzkörper in seiner Gesamtheit nach oben und unten gleich stark gefördert (Radius beiderseits 30 *mm*), aber im unteren Teile ein wenig breiter als im oberen Teile und stärker einseitig entwickelt. Innere Region des Holzkörpers einseitig schwach gefördert; mittlere Region grösstenteils epinastisch; äussere Region schief-hyponastisch.

2 b.

Querschn. unregelmässig quer-oval. Vertik. Durchm. 60,3 *mm*; horiz. Durchm. 67 *mm*. Holzkörper in seiner Gesamtheit sehr schwach hyponastisch (oberer Radius 26,6 *mm*, unterer Radius 28,3 *mm*). Innerste Region allseitig ziemlich gleichmässig gefördert, folgende Region schwach schief-epinastisch. Unter den äusseren Holzringen kommen schief-hyponastische, hyponastische und einseitig am stärksten geförderte vor.

Nr. 3.

Querschn. unregelmässig oval. Vertik. Durchm. 16,7 *mm*; horiz. Durchm. 15,6 *mm*. Zahl der Holzringe wegen undeutlicher Abgrenzung nicht bestimmbar. Holzkörper in seiner Gesamtheit einseitig am stärksten, nach unten deutlich etwas stärker als nach oben gefördert. Der innerste Teil allseitig annähernd gleichmässig. Die Ungleichmässigkeiten kommen erst weiter nach aussen zustande.

Nr. 4.

Querschn. unregelmässig schief-oval. Vertik. Durchm. 24 *mm*; horiz. Durchm. 21 *mm*. Zahl der Holzringe wegen unregelmässiger Abgrenzung nicht bestimmbar. Holzkörper in seiner Gesamtheit nach oben und unten gleich ausgedehnt (beide entgegengesetzte Radien maassen 10,6 *mm*), an der Oberseite ein wenig breiter.

Nr. 5.

Querschn. unregelmässig oval. Vertik. Durchm. 19 *mm*; horiz. Durchm. 16,4 *mm*. Holzkörper in seiner Gesamtheit schief nach oben am stärksten gefördert (Verhältnis der schief nach oben und gegenüber schief nach unten gerichteten Radien etwa wie 2:1). Der innere Teil des Holzkörpers schief-hyponastisch, der äussere, stärkere schief-epinastisch.

Nr. 6.

Querschn. unregelmässig kreisförmig mit schwacher einseitiger Abplattung. Vertik. Durchm. 16,6 *mm*; horiz. Durchm. 16,1 *mm*. Holzkörper in seiner Gesamtheit sehr schwach epinastisch. Der Anteil der einzelnen Holzringe am Dickenwachstum liess sich wegen sehr undeutlicher Abgrenzung nicht feststellen.

Nr. 7.

Querschn. unregelmässig kreisförmig. Vertik. Durchm. 15,1 *mm*; horiz. Durchm. 15,1 *mm*. Holzkörper in seiner Gesamtheit deutlich epinastisch (Verhältnis des oberen und unteren Radius etwa wie 3:2). Innerster Holzring allseitig annähernd gleichmässig; äussere Holzringe in ihrer Gesamtheit epinastisch.

Nr. 8.

Querschn. unregelmässig kreisförmig. Vertik. Durchm. 10,8 *mm*; horiz. Durchm. 11,7 *mm*. Holzkörper in seiner Gesamtheit stark schief-hyponastisch (Verhältnis des schief-unteren zum entgegengesetzten schief-oberen Radius etwa wie 4,5:1). Der Anteil der inneren Holzringe liess sich wegen undeutlicher Abgrenzung nicht genau feststellen; die äusseren waren stark schief-hyponastisch.

Nr. 9.

Querschn. unregelmässig kreisförmig. Vertik. Durchm. 11 *mm*; horiz. Durchm. 11,9 *mm*. Holzkörper in seiner Gesamtheit einseitig, mit geringer Bevorzugung der Oberseite, am stärksten gefördert. Sämtliche sieben Holzringe, welche an dieser Wurzel ein wenig deutlicher als sonst gegeneinander abgegrenzt waren, zeigten zum Teil einseitig, zum Teil schief nach oben ihre stärkste Förderung.

Nr. 10.

Querschn. unregelmässig schief-oval. Vertik. Durchm. 15,2 *mm*; horiz. Durchm. 17 *mm*. Holzkörper in seiner Gesamtheit schief-epinastisch. Der Anteil der innersten Holzringe am exzentrischen Dickenwachstum liess sich wegen ihrer undeutlichen Abgrenzung nicht sicher feststellen. Die äusseren waren schief-epinastisch.

Nr. 11.

Querschn. unregelmässig schief-oval. Vertik. Durchm. 13 *mm*; horiz. Durchm. 14,8 *mm*. Holzkörper in seiner Gesamtheit schwach aber deutlich schief hyponastisch (zenithwärts gekehrter Radius 4,8 *mm*, nadirwärts gekehrter Radius 6 *mm*). Alle Holzringe waren, soweit sich dies bei ihrer undeutlichen Abgrenzung ermitteln liess, mehr oder weniger hyponastisch oder schief-hyponastisch.

Nr. 12.

Querschn. unregelmässig schief-oval. Vertik. Durchm. 12,9 *mm*; horiz. Durchm. 12 *mm*. Holzkörper in seiner Gesamtheit stark epinastisch (Verhältnis des oberen und unteren Radius etwa wie 3,5 : 1). Soweit die Undeutlichkeit ihrer Abgrenzung ein Urteil gestattet, sind die einzelnen Holzringe mit Ausnahme des ersten durchweg mehr oder weniger stark epinastisch oder schief-epinastisch.

B. Wurzeln, welche streckenweise vom Boden entblösst und allseitig von Luft umgeben waren.

Nachdem die Oberseite an Ort und Stelle bezeichnet war, wurde der mittlere Teil für die Untersuchung herausgeschnitten.

Die im Folgenden beschriebenen, annähernd horizontalen Rotbuchenwurzeln waren an einem steilen Abhange nahe dem bekannten Schweizer Kurorte Ragaz erwachsen. Sie waren oberhalb von Fusswegen durch Regen auf grössere oder kleinere Strecken ausgewaschen, ohne ihre Lebensfähigkeit einzubüssen. Die Fusswege, welche zu ihrer Freilegung Veranlassung gegeben hatten, waren im Jahre 1882 (24 Jahre bevor ich die Wurzeln ihrem Standorte entnahm) angelegt worden und hatten, nach Angabe ortskundiger Leute, seither keine Änderung erfahren. Für die Sommer 1904—1906 kann ich dies auf Grund eigener Anschauung bestätigen. Auf einer grösseren Zahl dieser Wurzeln hatten sich Krustenflechten angesiedelt, was darauf hindeutet, dass sie schon seit einer Reihe von Jahren vom Boden entblösst waren.

Nr. 1.

Querschn. unregelmässig quer-oval. Vertik. Durchm. 16 *mm*; horiz. Durchm. 19,5 *mm*. Etwa 34 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit schief-epinastisch. Die ersten 12 Holzringe waren schief nach abwärts, die letzten 19 Holzringe fast genau zenitwärts am stärksten gefördert. Die letzten 4 Holzringe, welche sich zenitwärts sehr deutlich gegen einander und nach innen abgrenzten, waren genau zenithwärts am stärksten gefördert. Ihr Radius betrug oben 26, unten 1 bis 1,5 Teil-

striche des Okular-Mikrometers.[1]) An der Unterseite waren die 4 Holzringe nicht mehr deutlich unterscheidbar. Die Gefässe zeigten in allen Holzringen geringe Weite.

Nr. 2.

Querschn. unregelmässig längs-oval. Vertik. Durchm. 18,5 *mm*; horiz. Durchm. 17 *mm*. Etwa 20 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit stark epinastisch (der zenithwärts gerichtete Radius etwa dreimal so lang als der nadirwärts gekehrte). Sämtliche Holzringe waren an der Oberseite stärker als an der Unterseite gefördert, doch so, dass an mehreren Holzringen das Maximum vom Zenith etwas seitwärts verschoben war. Die letzten 5 Holzringe, welche sich zenithwärts sehr deutlich gegeneinander und nach innen abgrenzten, waren sämtlich zenithwärts am stärksten entwickelt: nadirwärts wurde die Abgrenzung weniger deutlich. Der Radius dieser letzten 5 Holzringe betrug in ihrer Gesamtheit zenithwärts 81, nadirwärts 16 Teilstr. In den innersten 3 Holzringen waren die Gefässe durchschnittlich weiter als in den späteren.

Nr. 3.

Querschn. unregelmässig längs-oval. Vertik. Durchm. 21 *mm*; horiz. Durchm. 13,5 *mm*. Etwa 19 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit stark epinastisch (Verhältnis der beiden vertikalen Radien etwa wie 3 : 1). Die beiden ersten Holzringe waren einseitig stark, die beiden folgenden nach derselben Richtung schwach gefördert. Alle folgenden Holzringe deutlich und meist stark epinastisch. Die 5 äussersten Holzringe waren auch zenithwärts nicht sehr scharf gegeneinander abgegrenzt, als Ganzes aber in dieser Richtung wie auch nadirwärts nach innen deutlich abgegrenzt. Ihr Radialdurchm. betrug zenithwärts 69, nadirwärts 12 Teilstriche. In den innersten 2 Holzringen waren die Gefässe beträchtlich, in den nächsten 3 Holzringen nur wenig weiter als in den äusseren Ringen.

Nr. 4.

Querschn. unregelmässig schief-oval. Vertik. Durchm. 18,5 *mm*: horiz. Durchm. 18 *mm*. Etwa 17—18 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit stark schief-epinastisch (Verhältnis der beiden vertikalen Radien etwa wie 2 : 1). Die 3 bis 4 ersten Holzringe waren schief seitwärts, von den folgenden einige in entgegengesetzter Richtung am stärksten gefördert. Letzte 4 Holzringe schief-epinastisch, an der zenithwärts gekehrten Seite schärfer als in entgegengesetzter Richtung nach innen abgegrenzt. Ihr zenithwärts gekehrter Radialdurchm. betrug 31, ihr nadirwärts gekehrter 9 Teilstr. Gefässe in den innersten 1 oder 2 Holzringen deutlich grösser, als in den folgenden.

Nr. 5.

Querschn. unregelmässig kreisförmig. Vertik. Durchm. 24 *mm*; horiz. Durchm. 23 *mm*. Etwa 21 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit schwach epinastisch. Die ersten 8 Holzringe in ihrer Gesamtheit schwach hyponastisch. Die letzten 8 Holzringe waren in ihrer Gesamtheit nach innen ziemlich deutlich abgegrenzt und deutlich epinastisch. Der Radialdurchm. betrug zenithwärts 80, nadirwärts 29 Teilstr. In der Weite der Gefässe zeigte sich kein erheblicher Unterschied zwischen den inneren und äusseren Holzringen.

Nr. 6.

Querschn. sehr unregelmässig schief-oval. Vertik. Durchm. 21 *mm*; horiz. Durchm. 19,5 *mm*. Etwa 20 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit schwach schief-hyponastisch. Die ersten 8 - 10 Holzringe waren nach einer Seite über-

1) Der Zwischenraum zwischen je 2 Teilstrichen beträgt 0,04 *mm*.

wiegend, nach oben und unten ziemlich gleich stark gefördert. Letzte 4 Holzringe stark epinastisch. Ihr gesamter oberer Radialdurchm. betrug 77,5, ihr unterer 23 Teilstr. Die inneren und äusseren Holzringe zeigten keinen erheblichen Unterschied in der Weite der Gefässe.

Nr. 7.

Querschn. ziemlich regelmässig quer-oval. Vertik. Durchm. 15,5 *mm*; horiz. Durchm. 17 *mm*. Etwa 33 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit sehr schwach schief-epinastisch. Die ersten 10 Holzringe waren in ihrer Gesamtheit schief nach abwärts am stärksten gefördert. Die letzten Holzringe deutlich epinastisch. Die 5 äussersten Holzringe, deren innerster sich nach innen ziemlich deutlich abgrenzte, maassen zusammen im oberen Radius 31 Teilstr., im unteren Radius 18 Teilstr. Der zweite bis zehnte Holzring enthielten durchschnittlich grössere Gefässe als die äusseren Holzringe.

Nr. 8.

Querschn. sehr unregelmässig quer-oval. Vertik. Durchm. 13,7 *mm*: horiz. Durchm. 17,5 *mm*. Etwa 16 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit beiderseits am stärksten, nach oben deutlich stärker als nach unten gefördert. Die ersten Holzringe zeigten nur schwache schiefe Epinastie. Die letzten 7 Holzringe waren am stärksten nach beiden Seiten, nach oben deutlich stärker als nach unten entwickelt. Vertik. Radien der letzten 12 Holzringe zenithwärts 67 Teilstr., nadirwärts 19 Teilstr. Gefässe der innersten Holzringe durchschnittlich ein wenig grösser als die der äusseren.

Nr. 9.

Querschn. schwach unregelmässig quer-oval. Vertik. Durchm. 14 *mm*: horizontaler Durchm. 17,5 *mm*. Etwa 16 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit beiderseits am stärksten, nach oben deutlich stärker als nach unten gefördert. Die ersten 5 Holzringe am stärksten nach einer Seite, nach unten ein wenig stärker als nach oben gefördert. Die folgenden Holzringe zum grösseren Teile nach beiden Seiten stärker als nach oben und unten gefördert, nach oben aber deutlich mehr als nach unten. Die Radien der letzten 8 Holzringe welche nach innen gut abgegrenzt waren, maassen zenithwärts 52 Teilstr., nadirwärts 28 Teilstr. Die Gefässe der inneren Holzringe waren deutlich umfangreicher als diejenigen der äusseren.

Nr. 10.

Querschn. ziemlich regelmässig längs-oval. Vertik. Durchm. 28,3 *mm*; horiz. Durchm. 23,6 *mm*. Etwa 27 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit stark epinastisch (Verhältnis der beiden vertikalen Radien etwa wie 3 : 1). Innerster Holzring sehr schwach hyponastisch. Die folgenden Holzringe fast ausnahmslos deutlich epinastisch. Die letzten 7 Holzringe welche nach innen gut abgegrenzt waren, maassen in vertikaler Richtung zenithwärts 62 Teilstr., nadirwärts 19 Teilstr. In den innersten Holzringen waren die Gefässe durchschnittlich deutlich ein wenig weiter als in den darauffolgenden.

Nr. 11.

Querschn. unregelmässig kreisförmig. Vertik. Durchm. 13 *mm*; horiz. Durchm. 14 *mm*. Etwa 19 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit stark epinastisch (Verhältnis der beiden vertikalen Radien etwa wie $2^1/_4 : 1$). Fast sämtliche Holzringe schief epinastisch. Die letzten Holzringe an der Unterseite sehr erheblich schwächer als an der Oberseite gefördert. Die Abgrenzung war an der Unterseite so wenig deutlich, dass eine mikrometrische Bestimmung unterbleiben musste. Innere Gefässe nicht merklich umfangreicher, als äussere.

Nr. 12.

Querschn. unregelmässig längs-oval. Vertik. Durchm. 16,8 *mm*; horiz. Durchm. 13,9 mm. Etwa 13 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit nach oben und unten annähernd gleichstark gefördert; ebenso die einzelnen Holzringe. Die 4 letzten Holzringe, deren Gefässe deutlich kleiner waren, als diejenigen der inneren Ringe maassen im oberen vertikalen Radius 29 *mm*, im unteren 35 Teilstriche.

Nr. 13.

Querschn. ziemlich regelmässig längs-oval, nahezu kreisförmig. Vertik. Durchmesser 14,8 *mm*; horiz. Durchm 14,5 *mm*. Etwa 17 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit stark epinastisch (Verhältnis der beiden vertikalen Radien etwa wie $3^1/_4 : 1$). Sämtliche Holzringe an der Oberseite stärker, meist erheblich stärker gefördert als an der Unterseite, mit mancherlei seitlichen Ablenkungen. Die letzten Holzringe sehr stark epinastisch. Messungen wegen undeutlicher Abgrenzung an der Unterseite untunlich. Gefässe in den inneren Holzringen durchschnittlich umfangreicher als in den äusseren.

Nr. 14.

Querschn. unregelmässig längs-oval. Vertik. Durchm. 27 *mm*; horiz. Durchm. 25,5 *mm*. Etwa 24 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit nach oben und unten ungefähr gleich stark gefördert Die inneren ca. 8 Holzringe nach der einen Seite gefördert, die meisten der folgenden nach der anderen Seite schief-epinastisch. Die äussersten 7 nach innen gut abgegrenzten Holzringe maassen im oberen, vertikalen Radius 91, im unteren 56 Teilstriche, die inneren Holzringe führten erheblich weitere Gefässe als die äusseren.

Nr. 15.

Querschn. annähernd kreisförmig. Vertik. Durchm. 17,5 *mm*; horiz. Durchm. 17,5 *mm*. Etwa 14 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit nach oben und unten annähernd gleichstark am stärksten einseitig gefördert. Die innersten Holzringe, welche erheblich weitere Gefässe enthielten als die folgenden waren schief seitwärts, die folgenden (— auch die äussersten —) deutlich epinastisch. Genaue Messungen wegen undeutlicher Abgrenzung nicht ausführbar.

Nr. 16.

Querschn. schief-oval. Vertik. Durchm. 25,5 *mm*; horiz. Durchm. 26 *mm*. Etwa 17 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit schief epinastisch (Verhältnis des oberen und unteren vertikalen Radius etwa wie 2 : 1). Abgrenzung der Holzringe in fast allen Teilen keine sehr scharfe. Die letzten ca. 11, nach innen gut abgegrenzten Holzringe maassen zenithwärts 37, nadirwärts 21 Teilstriche. Gefässe in den innersten Holzringen im Durchnitt erheblich weiter als in den äusseren.

Nr. 17.

Querschn. unregelmässig längs-oval. Vertik. Durchm. 16,8 *mm*; horiz. Durchm 15,8 *mm*. Etwa 11 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit stark epinastisch (Verhältnis des oberen und unteren vertikalen Radius etwa wie 2 : 1). Die beiden ersten Holzringe, welche erheblich grössere Gefässe führten als die folgenden, waren nach allen Richtungen annähernd gleichmässig gefördert; die folgenden waren mehr oder weniger stark epinastisch. Die nach innen gut abgegrenzten letzten 5 Holzringe maassen im oberen vertikalen Radius 99, im unteren 49 Teilstriche.

Nr. 18.

Querschn. schief-oval. Vertik. Durchm. 14,5 *mm*; horiz. Durchm. 12,2 *mm*. Etwa 13 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit stark epinastisch (Verhältnis der beiden vertikalen Radien etwa wie 3 : 1). Der erste Holzring ein wenig schief-

hyponastisch; die folgenden 3 nach allen Richtungen ziemlich gleichmässig gefördert; die letzten sehr stark epinastisch. Die letzten 7 Holzringe, welche als Ganzes nach innen gut abgegrenzt waren, maassen im oberen vertikalen Radius 127, im unteren 18 Teilstriche. In den innersten 5 Holzringen waren die Gefässe durchschnittlich weiter als in den äusseren.

Nr. 19.

Querschn. unregelmässig quer-oval. Vertik. Durchm. 26 *mm*; horiz. Durchm. 30 *mm* Etwa 15 Holzringe. Holzkörper in einer Gesamtheit schwach hyponastisch. Erster Holzring einseitig, die meisten folgenden schief nach abwärts am stärksten gefördert. Die letzten 6 Holzringe, welche unter sich sehr undeutlich, als Ganzes aber nach innen gut abgegrenzt waren, maassen auf den vertikalen Radien zenithwärts 43, nadirwärts 52 Teilstriche. Der innere und äussere Teil des Holzkörpers zeigte keinen erheblichen Unterschied in der Weite der Gefässe.

Nr. 20.

Querschn. ziemlich regelmässig quer-oval. Vertik. Durchm. 13,5 *mm*; horiz. Durchm 17 *mm*. Etwa 16 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit schief epinastisch (Verhältnis des oberen und unteren vertik. Durchm. etwa wie 2 ; 1.) Sämtliche Holzringe mehr oder weniger schief epinastisch; die innersten 11 schief nach der einen, die äussersten 5 schief nach der anderen Seite. Die letzten 5 Holzringe, welche als Ganzes nach innen gut abgegrenzt waren, maassen auf den vertikalen Radien zenithwärts 22, nadirwärts 12 Teilstriche. In den innersten Holzringen waren die Gefässe nicht erheblich weiter, als in den äusseren.

Nr. 21.

Quersch. nahezu kreisförmig. Vertik. Durchm. 8,3 *mm*; horiz. Durchm. 9 *mm*. Etwa 14 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit stark epinastisch (Verhältnis der beiden vertikalen Radien etwa wie $2^1/_2 : 1$). Sämtliche Holzringe stark epinastisch. Die letzten 6 Holzringe. welche wenigstens an der Oberseite als Ganzes ziemlich deutlich nach innen abgegrenzt waren, maassen auf den vertikalen Radien zenithwärts 31, nadirwärts 45 Teilstriche. Die innersten Holzringe waren durch etwas weitere Gefässe ausgezeichnet.

Nr. 22.

Querschn. nahezu kreisförmig. Vertik. Durchm. 11 *mm*; horiz. Durchm 11 *mm*. Etwa 9 Holzringe. Holzkörper in seiner Gosamtheit sehr schwach hyponastisch. Der erste Holzring war nach einer Seite am stärksten gefördert; die folgenden waren meist sehr deutlich epinastisch; die letzten 3 Holzringe schief hyponastisch. Diese letzten 3 Holzringe massen auf den vertikalen Radien zenithwärts 7, nadirwärts 19,5 Teilstriche. Die innersten Holzringe waren nicht durch grösseren Umfang der Gefässe ausgezeichnet.

Nr. 23.

Querschn. nahezu kreisförmig. Vertik. Durchm. 8,5 *mm*; horiz. Durchm. 9 *mm*. Holzkörper als Ganzes schwach aber deutlich epinastisch (Verhältnis der oberen und unteren vertikalen Radien etwa wie 3 : 2). Zahl der Holzringe wegen sehr undeutlicher Abgrenzung nicht bestimmbar. Nur die drei äussersten Holzringe waren als Ganzes ziemlich deutlich nach innen abgegrenzt. Ihre vertikalen Radien maassen zenithwärts 19, nadirwärts 7 Teilstriche. Die inneren Holzringe enthielten erheblich weitere Gefässe als die äusseren.

Die Untersuchung der 23 zur Verfügung stehenden freigelegten Wurzeln von *Fagus silvatica* hat, wie aus dem Vorstehenden ersichtlich ist, das Resultat ergeben, dass bei der überwiegenden Mehrzahl (20) die letzten Holzringe deutlich epinastisch waren, und nur 3 (die Nummern 12, 19, und 22) sich abweichend verhielten. In den inneren Teilen dieser Wurzeln zeigte sich der Holzkörper, ebenso wie bei den Bodenwurzeln, nach beliebigen Richtungen gefördert. Dass die inneren Holzringe unter Bodenbedeckung gebildet waren, liess sich aus der Struktur des Holzkörpers entnehmen. Sie enthielten, mit Ausnahme der Nummern 1, 5, 11, 19, 20 und 22, weitere Gefässe, deren Dimensionen mit denen der untersuchten Bodenwurzeln übereinstimmten. Erst in späteren Holzringen verminderte sich der Durchmesser der Gefässe, in einigen Fällen allmählich, meist aber ohne Übergang, und wurde dem der Gefässe beblätterter Zweige ähnlich. Es deutet dies darauf hin, dass solche Wurzeln an den steilen Abhängen meist nicht allmählich, sondern infolge eines besonders starken Regengusses oder einer aus anderen Ursachen hervorgerufenen Boden-Abrutschung plötzlich vom umgebenden Boden entblösst wurden. Bei freiliegenden Wurzeln, deren Gefässe in allen Holzringen ähnlich geringen Durchmesser besitzen, wie diejenigen beblätterter Seitenzweige, ist es wahrscheinlich, dass sie schon im ersten Jahre vom Boden entblösst wurden.

IV. Tilia parvifolia.

Die Lindenarten gehören zu denjenigen einheimischen Holzgewächsen, bei welchen die Epinastie der beblätterten Seitenachsen am allerstärksten ausgesprochen ist. Nach eigenen Erfahrungen kann der vertikale Radius der Oberseite denjenigen der Unterseite um das vielfache übertreffen. Es treten indes auch hier individuelle Abweichungen auf. Da die Abgrenzung der Holzringe in den Lindenwurzeln eine viel schärfere ist, als in den Buchenwurzeln, lässt sich der Anteil der einzelnen Regionen des Holzkörpers am Dickenwachstum sicherer bestimmen.

Nr. 1.

Querschn. ziemlich regelmässig längs-oval, nahezu kreisförmig. Vertik. Durchm. 45,8 *mm*; horiz. Durchm. 43,7 *mm*. Etwa 26 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit schwach hyponastisch (oberer vertik. Radius = 17,3 *mm*, unterer = 21,5 *mm*). Erster Holzring allseitig annähernd gleichmässig, die folgenden meist nach einer Seite oder schief nach oben, die letzten schief nach unten oder nach unten überwiegend gefördert.

Nr. 2.

Querschn. unregelmässig längs-oval. Vertik. Durchm. 64,5 *mm*; horiz. Durchm. 52,8 *mm*. Etwa 40 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit stark schief-hyponastisch (Verhältnis der beiden in gerader Linie sich fortsetzenden extremen Radien etwa wie $2^1/_2:1$). Während die innersten Holzinge entweder annähernd allseitig gleichmässig entwickelt oder schief-aufwärts um ein geringes gefördert waren, zeigten sich die späteren Holzringe meist stark hyponastisch oder schief-hyponastisch. Eine Anzahl derselben keilte sich nach oben hin vollständig aus.

Nr. 3.

Querschn. ziemlich regelmässig quer-oval. Vertik. Durchm. 48,8 *mm*; horiz. Durchm. 53 *mm*. Etwa 31 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit nach oben und unten fast genau gleichmässig, einseitig ein wenig stärker gefördert. Erste Holzringe schief-aufwärts, folgende nach verschiedenen Richtungen mehr oder weniger überwiegend gefördert. Exzentrisches Dickenwachstum im ganzen geringer als sonst.

Nr. 4.

Querschn. unregelmässig schief-oval. Vertik. Durchm. 40 *mm*; horiz. Durchmesser 45 *mm*. Etwa 33 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit sehr stark hyponastisch (Verhältnis des oberen und unteren vertik. Radius etwa wie 1 : 3). Fast alle Holzringe hyponastisch oder schief hyponastisch.

Nr. 5.

Querschn. fast regelmässig quer-oval. Vertik. Durchm. 34,5 *mm*; horiz. Durchm. 39,6 *mm*. Etwa 12 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit deutlich epinastisch (Verhältnis des oberen und unteren vertik. Durchm. wie 1,5 : 1). Die ersten drei Holzringe einseitig am stärksten gefördert; die meisten folgenden nach der andern Seite schief epinastisch oder ziemlich genau epinastisch; der letzte beiderseits in annähernd horizontaler Richtung überwiegend gefördert. Zwei enge Ringe setzten streckenweise vollständig aus.

Nr. 6.

Querschn. nahezu kreisförmig, einseitig ein wenig abgestumpft. Vertik. Durchm. 23,2 *mm*; horiz. Durchm. 21,6 *mm*. Etwa 18 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit nach oben und unten annähernd gleichstark gefördert. Von den mittleren Holzringen zeigten sich einige schief nach unten, von den äussersten nach oben stark gefördert. Letztere setzten nach unten hin z. T. ganz aus.

Nr. 7.

Querschn. ziemlich regelmässig längs-oval, nahezu kreisförmig. Vertik. Durchm. 22,3 *mm*; horiz. Durchm. 20,4 *mm*. Holzkörper in seiner Gesamtheit sehr schwach hyponastisch. Die meisten der ersten Holzringe nach oben oder schief nach oben; die meisten der letzten unten oder schief nach unten schwach aber deutlich gefördert.

Nr. 8.

Querschn. unregelmässig schief-oval. Vertik. Durchm. 15,8 *mm*; horiz. Durchm. 17 *mm*. Etwa 18 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit stark schief hyponastisch (Verhältnis der beiden auf demselben schiefen Durchmesser gegenüberliegenden Radien wie 3,8 : 9). Erster Holzring quer-oval, nach oben und unten annähernd gleich gefördert; die folgenden meist schief hyponastisch, einzelne nach einer Seite hin gefördert, der vorletzte schwach schief epinastisch.

Nr. 9.

Querschn. schief-oval. Vertik. Durchm. 18,2 *mm*; horiz. Durchm. 19,2 *mm*. Etwa 18 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit auf der Oberseite und auf der Unterseite annähernd gleichstark gefördert; am stärksten schief nach oben und schief nach unten. Die ersten ca. 11 Holzringe schwach epinastisch oder schief epinastisch, die folgenden meist schief hyponastisch.

Nr. 10.

Querschn. schief-oval. Vertik. Durchm. 18,3 *mm*; horiz. Durchm. 19 *mm*. Etwa 16 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit auf der Oberseite um ein geringes stärker, als auf der Unterseite gefördert, am meisten schief nach oben und demnächst schief nach unten. Die innersten ca 11 Holzringe zum grössten Teil schief-epinastisch, die äusseren vorwiegend schief-hyponastisch.

Nr. 11.

Querschn. regelmässig breit-oval, nahezu kreisförmig. Vertik. Durchm. 13,3 *mm*; horiz. Durchm, 14 *mm*. Etwa 19 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit schwach aber deutlich epinastisch. Erste Holzringe schief nach unten, z. T. auch seitlich: äussere Holzringe meist nach oben oder schief nach oben vorwiegend gefördert.

Nr. 12.

Querschn. nahezu kreisförmig. Vertik. Durchm. 11,7 *mm*; horiz. Durchm. 11,8 *mm*. Etwa 9 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit stark hyponastisch (Verhältnis des oberen und unteren vertikalen Radius etwa wie $1:2^1/_4$). Sämtliche Holzringe hyponastisch, die vier letzten in sehr starkem Maasse.

Nr. 13.

Querschn. schief-breit-oval. Vertik. Durchm. 12,2 *mm*: horiz. Durchm. 12,7 *mm*. Etwa 11 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit ziemlich stark schief-epinastisch (Verhältnis der beiden vertikalen Radien etwa wie 3:2). Die ersten vier Holzringe schwach schief-hyponastisch, die späteren meist schief epinastisch. Die letzten beiden Holzringe waren unvollständig gebildet, der vorletzte ganz, der letzte fast ganz nur schief nach unten entwickelt.

Nr. 14.

Querschn. kreisförmig. Vertik. Durchm. 12,7 *mm*; horiz. Durchm 12,7 *mm*. Etwa 10 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit schwach, aber deutlich schief-epinastisch. Die ersten vier Holzringe nach allen Seiten ziemlich gleichmässig, die letzten teils einseitig, teils schief nach aufwärts überwiegend gefördert.

Nr. 15.

Querschn. schief-oval. Vertik. Durchm. 10,3 *mm*; horiz. Durchm. 9,8 *mm*. Etwa 10 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit schief epinastisch. Die ersten sechs Holzringe einseitig, die folgenden nach aufwärts oder schief nach aufwärts überwiegend gefördert.

Nr. 16.

Querschn. ziemlich regelmässig längs-oval. Vertik. Durchm. 8 *mm*; horizontaler Durchmesser 7,3 *mm*. Etwa 10 Holzringe, Holzkörper in seiner Gesamtheit schief-hyponastisch. Erster Holzring einseitig, die meisten folgenden schief nach abwärts überwiegend gefördert.

Nr. 17.

Querschn. unregelmässig schief-oval. Vertik. Durchm. 14,4 *mm*; horiz. Durchm. 14,4 *mm*. Etwa 12 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit sehr stark schief-

hyponastisch (Verhältnis der am gemeinsamen schiefen Durchm. gegenüberliegenden Radien wie 2,6 : 8). Die meisten Holzringe schief nach unten, einige einseitig, zwei schief nach oben am stärksten gefördert.

Nr. 18.

Querschn. nahezu kreisförmig. Vertik. Durchm. 29,2 mm; horiz. Durchm. 29,7 *mm*. Sieben deutlich abgegrenzte Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit sehr stark hyponastisch (Verhältnis des oberen zum unteren vertikalen Radius etwa wie 1 : 5). Die ersten drei Holzringe allseitig annähernd gleichstark gefördert, der vierte Holzring schwach hyponastisch, die drei letzten sehr stark hyponastisch.

Nr. 19.

Querschn. schief-oval, Vertik. Durchm. 19,5 *mm*; horiz. Durchm. 20,1 *mm*. Etwa 13 Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit schwach schief-hyponastisch. Die beiden ersten Holzringe schwach schief-hyponastisch, der dritte einseitig am stärksten gefördert; der vierte allseitig annähernd gleichmässig gefördert; die folgenden teils schief-hyponastisch, teils einseitig am stärksten gefördert.

Nr. 20.

Querschn. unregelmässig schief-oval. Vertik. Durchm. 73 *mm*; horiz. Durchm. 52,8 *mm*. Fünfzehn auf der geförderten Seite ziemlich gut abgegrenzte Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit sehr stark schief-hyponastisch (Verhältnis des schiefoberen zu dem ihn fortsetzenden schief-unteren Radius etwa wie 1 : 6,5) Die ersten beiden Holzringe allseitig annähernd gleichmässig, der dritte schwach schiefepinastisch, der vierte einseitig gefördert, die folgenden stark schief-hyponastisch.

Nr. 21.

Querschn. sehr unregelmässig schief-oval. Vertik. Durchm. 38,3 *mm*; horizontaler Durchm 45,8 *mm* Dreizehn auf der geförderten Seite gut abgegrenzte Holzringe. Holzkörper in seiner Gesamtheit stark schief-hyponastisch (Verhältnis des schief-oberen zu dem ihn fortsetzenden schief-unteren Radius etwa wie 1 : 3,5). Die ersten sechs Holzringe mehr oder weniger schief-epinastisch; der siebente einseitig gefördert: die folgenden, mit Ausnahme eines schief-epinastischen, schief-hyponastisch.

Überblickt man die vorstehenden Aufnahmen von 21 annähernd horizontalen Bodenwurzeln von *Tilia*, so findet man unzweifelhaft die Zahl derer überwiegend, welche in ihrer unteren Hälfte stärker, zum Teil beträchtlich stärker als in ihrer oberen Hälfte im Dickenwachstum gefördert sind. Von einer Regel kann aber nicht die Rede sein; denn die Nummern 3, 6 und 9 zeigten Ober- und Unterseite ungefähr gleich stark gefördert und bei den Nummern 5, 10, 11, 13, 14 und 15 war die Oberseite deutlich vor der Unterseite bevorzugt. Was speziell die letzten Holzringe betrifft, so waren dieselben bei der Mehrzahl der Wurzeln an der Unterseite überwiegend entwickelt; doch waren sie bei den Nummern 6, 11, 14 und 15 deutlich epinastisch und bei den Nummern 5 und 8 in seitlicher Richtung überwiegend gefördert. Da überdies bei den meisten in ihrer unteren oder oberen Hälfte am stärksten geförderten Wurzeln die Richtung des überwiegenden Dickenwachstums nicht genau in der Lotlinie lag, sondern einen grösseren oder kleineren Winkel mit ihr bildete, kommen wir

zu dem Schlusse, dass auch bei den Lindenwurzeln eine bestimmte Beziehung des Dickenwachstums zur Schwerkraft sich nicht feststellen lässt.

Zusammenfassung.

Um die Art und das Maass, in welchem das Dickenwachstum der Wurzeln durch äussere Einflüsse bedingt wird, kennen zu lernen, wurde eine grössere Zahl annähernd horizontaler Bodenwurzeln von vier Holzgewächsen, deren oberirdische beblätterte Seitenzweige sehr ausgeprägte Hyponastie (*Pinus silvestris, Ailanthus glandulosa*) oder Epinastie (*Fagus silvatica, Tilia parvifolia*) zeigen, der Untersuchung unterworfen. Waren diese Wurzeln in genügender Tiefe (fast immer mehr als 30 *cm*) unterhalb der Bodenoberfläche erwachsen, so zeigten sie nach keiner Richtung eine konstante Bevorzugung des Dickenwachstums. Bald waren sie nach allen Richtungen in annähernd gleichem Maasse im Wachstum gefördert, bald zenithwärts, bald nadirwärts, bald nach einer oder zwei Flanken oder in einer beliebigen mittleren Richtung im Dickenwachstum bevorzugt. Verschiedene Teile einer und derselben Wurzel (*Pinus silvestris*, A, Nr. 1—3) und verschiedene Holzringe eines und desselben Querschnittes können sich in dieser Beziehung gänzlich abweichend verhalten.

Das Gesagte gilt in erster Linie vom Holzkörper, welcher, Dank seiner relativen Starrheit seine Dimensionen auf Querschnitten nur wenig ändert. Das Wachstum der Rinde, der sekundären sowohl wie der primären, scheint demjenigen des Holzkörpers im grossen und ganzen parallel zu gehen. Genaue Messungen sind an ihr nicht ausführbar, weil ihre passiv gespannten Gewebe auf Wurzelquerschnitten unvermeidliche Zerrungen erleiden und weil die äussersten Rindenteile in dem Maasse, wie die Rinde sich von innen her erneuert, abgestossen werden.

Werden Wurzeln, wie dies an steilen Abhängen häufig der Fall ist, vom Regen auf kürzere oder längere Strecken unterwaschen, ohne den Zusammenhang mit ihren im Boden befindlichen Teilen zu verlieren, so erfolgt von da ab eine auffällige Änderung des Dickenwachstums der freien Teile. Bei *Pinus silvestris* wird die Unterseite der Wurzeln, bei *Fagus silvatica* ihre Oberseite in ähnlicher Weise überwiegend gefördert, wie dies an horizontalen oder schief gerichteten oberirdischen Sprossachsen die Regel ist. In solchen Wurzeln wird von jetzt ab auch die Qualität des Holzes derjenigen der beblätterten Sprossachsen ähnlicher. Während bei *Pinus silvestris* bei Wurzeln, welche vorher hinreichend von Boden bedeckt waren,

die Tracheïden der inneren Ringe relativ weit und zartwandig sind, und die Holzringe hier meist nur undeutliche Abgrenzung zeigen, sind sie an den äusseren Ringen später freigelegter Wurzeln durchschnittlich derbwandiger und grenzen ihr Spätholz schärfer gegen das Frühholz des nächsten Ringes ab. Selbst die für die Unterseite seitlicher Sprossachsen so charakteristischen Rotholzzonen erscheinen von nun an häufig an der Unterseite entblösster Wurzeln.

Bei *Fagus silvatica* sind die Holzringe in den Bodenwurzeln ebenfalls durchschnittlich schwach abgegrenzt. Die Gefässe sind in denselben relativ umfangreich und gleichmässiger als im Astholze über den Querschnitt verteilt. Werden *Fagus*-Wurzeln später entblösst, so ändert sich der Charakter des Holzes ebenfalls im Sinne einer Annäherung an den des Astholzes. Die Gefässe werden fortan durchschnittlich kleiner und sind überwiegend auf das Frühholz beschränkt, wodurch die Abgrenzung der Holzringe an Deutlichkeit gewinnt.

Ich schliesse aus diesen Beobachtungen, dass der Charakter des Astholzes gegenüber demjenigen des Wurzelholzes vorwiegend durch den Einfluss der Atmosphärilien (Licht, Wärme, Feuchtigkeit) bedingt wird, und dass auch die Atmosphärilien in ihrer verschiedenen Einwirkung auf Ober- und Unterseite es sind, welche in erster Linie das verschiedene Maass des Dickenwachstums an Ober- und Unterseite freigelegter Wurzeln bestimmen. Der Schwerkraft wird man, nach dem Ergebnis unserer Untersuchung, keine Bedeutung beimessen können, da das bevorzugte bezw. geminderte Dickenwachstum der Bodenwurzeln keine konstante Beziehung zur Lotlinie zeigt. Zug- und Druckkräfte infolge von Belastung, welche bei oberirdischen Seitenachsen in erheblichem Maasse zur Wirkung kommen,[1]) fallen für die Bodenwurzeln ganz weg und können bei freigelegten Wurzeln, welche an beiden Enden unterstützt sind, nur in sehr geringem Maasse wirksam sein. Dagegen werden die Bodenwurzeln bald nach dieser, bald nach jener Richtung Widerstände im Boden zu überwinden haben, welche in einer Minderung des Dickenwachstums ihren äusseren Ausdruck finden, und diese Widerstände werden im Laufe der Jahre mehrfache Änderungen erfahren können, teils dadurch, dass benachbarte Wurzeln sich gegenseitig im Wachstum hindern, teils dadurch, dass bodenbewohnende Tiere durch Auflockerung des Bodens günstigere Wachstumsbedingungen nach bestimmten Richtungen schaffen. Für freigelegte Wurzeln dagegen

1) Vgl. R. HARTIG, Das Rotholz der Fichte (Forstl. naturw. Zeitschrift, V. [1906]), resümiert in „Holzuntersuchungen, Altes und Neues“, Berlin 1901, S. 46 und 50-51; FRANK SCHWARZ, Physiologische Untersuchungen über Dickenwachstum und Holzqualität von *Pinus silvestris*, Berlin 1899, S. 162 u. 168.

fallen die Ungleichmässigkeiten des Druckes und ihre Veränderlichkeit weg. Sie werden im Verlaufe des Dickenwachstums fortan ebenso, wie beblätterte Sprossachsen, wenn auch in etwas geringerem Maasse, an der Oberseite voller belichtet, zeitweise ausgiebiger erwärmt, in rascherem Wechsel durch Regen befeuchtet und durch Luftbewegung getrocknet werden.

Auf welche Weise diese Einflüsse auf die Tätigkeit des Kambiums einwirken, ist von verschiedener Seite, auch von mir selbst, zu erklären versucht worden. Diese Erklärungsversuche sind wohl zum grossen Teile einer Revision bedürftig.[1]) Die vorstehend erhärtete Tatsache, dass die Atmosphärilien von ausschlaggebender Bedeutung für die Ungleichmässigkeiten des Dickenwachstums freier Wurzeln sind, wird hierdurch aber in keiner Weise berührt.

Lässt sich das an freigelegten Wurzeln gewonnene Resultat ohne Weiteres auch auf die Achsen beblätterter Seitensprosse übertragen? Es darf dies nur mit Vorsicht geschehen, da hier noch andere Momente in Betracht kommen, wie z. B. die bedeutenden Hebelkräfte, welche an verschiedenen Stellen der Seitenäste sehr verschiedene Werte annehmen. Bei gewissen Holzgewächsen kommt hierzu noch die Wirkung einer inhärenten Dorsiventralität.[2]) Immerhin dürfen wir es als in hohem Maasse wahrscheinlich bezeichnen, dass auch bei den beblätterten oberirdischen Seitenachsen der von uns untersuchten Arten die wichtigste Bedeutung für das exzentrische Dickenwachstum den Atmosphärilien zukommt. Wie gross der auf ihre Rechnung zu stellende Betrag ist, würde sich wahrscheinlich durch Versuche ermitteln lassen, in welchen man für Ober- und Unterseite horizontaler Äste durch mehrere Jahre hindurch gleiche atmosphärische Bedingungen schafft.

Literaturverzeichnis.

Carl Schimper, Über das ungleichseitige Anschwellen des Stengels namentlich holziger Gewächse (Amtlicher Bericht der 31. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Göttingen, 1854, S. 87).

H. Nördlinger, Die technischen Eigenschaften der Hölzer (1860), S. 133.

H. von Mohl, Einige anatomische und physiologische Bemerkungen über das Holz der Baumwurzeln (Botan. Zeitung 1862, S. 273, Sp. 2).

---

1) A. Ursprung, Die Erklärungsversuche des exzentrischen Dickenwachstums (Biolog. Centralbl., 1906, S. 257 ff.).

2) J. Wiesner, Über das ungleichseitige Dickenwachstum des Holzkörpers infolge der Lage (Ber. der deutsch. botan. Gesellsch. 1892, S. 605 ff).

G. KRAUS, Die Gewebespannung des Stammes und ihre Folgen (Botan. Zeitung 1867, S. 105 ff., besonders S. 132, Sp. 1).

W. HOFMEISTER, Allgemeine Morphologie der Gewächse, Leipzig 1868, S. 600 und 604.

J. WIESNER, Beobachtungen über den Einfluss der Erdschwere auf Grössen- und Formverhältnisse der Blätter (Sitzungsber. der Kaiserl. Akad. der Wiss. in Wien 58. Bd., I, 6, S. 369, besonders S. 379 ff).

NÖRDLINGER, Deutsche Forstbotanik I (1874), S. 184–186.

L. KNY, Über das Dickenwachstum des Holzkörpers an beblätterten Sprossen und Wurzeln und seine Abhängigkeit von äusseren Einflüssen, insbesondere von Schwerkraft und Druck (Sitzungsber. der Ges. naturf. Freunde zu Berlin 1877, S. 23 ff. [abgedruckt in der Botan. Zeitung 1877, S. 416 ff.]).

J. SACHS, Über Zellenanordnung und Wachstum (Arbeiten des Botan. Institutes in Würzburg, II (1882), S. 185 ff., besonders S. 188 und 194).

S. SCHWENDENER, Über die durch Wachstum bedingte Verschiebung kleinster Teile in trajektorischen Kurven (Monatsber. der Berliner Akad. der Wiss. 1880, S. 417 ff.).

DETLEFSEN, Versuch einer mechanischen Erklärung des excentrischen Dickenwachstums verholzter Achsen und Wurzeln (Wissensch. Beigabe zum Michaelis-Programm der Grossen Stadtschule zu Wismar 1881 [abgedruckt in J. SACHS, Arbeiten des Botan. Instituts in Würzburg, II, 1882] S. 670 ff.).

L. KNY, Über das Dickenwachstum des Holzkörpers in seiner Abhängigkeit von äusseren Einflüssen, Berlin 1882, PAUL PAREY.

G. KRABBE, Über die Beziehungen der Rindenspannung zur Bildung der Jahresringe und zur Ablenkung der Markstrahlen (Sitzungsber. der Kgl. Akademie der Wiss. zu Berlin, LI, S. 1093 ff., 1882).

—, Über das Wachstum des Verdickungsringes und der jungen Holzzellen in seiner Abhängigkeit von Druckwirkungen (Abhandlungen der Königl. Akademie der Wiss. zu Berlin 1884).

EMILE MER, De la formation du bois rouge dans le Sapin et l'Epicéa (Comptes rendus 1887, S. 376).

J. WIESNER, Vorläufige Mitteilung über die Erscheinung der Exotrophie (Ber. der deutsch. bot. Ges. 1892, S. 552).

—, Untersuchungen über den Einfluss der Lage auf die Gestalt der Pflanzenorgane. I. Abhandlung. Die Anisomorphie der Pflanze (Sitzungsber. der mathemat.-naturw. Klasse der Kaiserl. Akad. der Wiss. in Wien, 101, Abt. 1 (1892) S. 657).

—, Über das ungleichseitige Dickenwachstum des Holzkörpers infolge der Lage (Ber. der deutsch. botan. Ges. 1892, S. 605).

ROBERT HARTIG, Das Rotholz der Fichte (Forstl. naturwissensch. Zeitschrift, V. (1896), S. 96–109 u. 157–169).

FRANK SCHWARZ, Physiologische Untersuchungen über Dickenwachstum und Holzqualität von *Pinus silvestris*, Berlin, PAUL PAREY 1899, bes. S. 162 und S. 168.

L. LÄMMERMAYR, Beiträge zur Kenntnis der Heterotrophie von Holz und Rinde (Sitzungsber. der mathem.-naturw. Klasse der Kaiserl. Akad. der Wiss. CX. Bd., Abt. 1 (1901), S. 29 ff.).

ROBERT HARTIG, Holzuntersuchungen. Altes und Neues. Berlin, JULIUS SPRINGER 1901, besonders S. 46 und S. 50.

A. URSPRUNG, Beitrag zur Erklärung des exzentrischen Dickenwachstums (Ber. d. deutsch. botan Ges. 1901, S. 313 ff.).

P. SONNTAG, Über die mechanischeu Eigenschaften des Rot- und Weissholzes der Fichte und anderer Nadelhölzer (Jahrb. für w. Botan. XXXIX [1904], S. 71 ff).

A. URSPRUNG, Untersuchungeu über das exzentrische Dickenwachstum von Stämmen und Ästen (Beihefte zum botan. Centralbl., Bd. XIX, Abt. 1, [1905]).

—, Untersuchungen über die Festigkeitsverhältnisse an exzentrischen Organen und ihre Bedeutung für die Erklärung des exzentrischen Dickenwachstums (Beihefte zum Botan. Centralbl., Bd. XIX, S. 394 [1906]).

—, Die Erklärungsversuche des exzentrischen Dickenwachstums (Biolog. Centralbl. XXXVI [1906], S. 257 ff.).

3. W. Zopf: Beiträge zu einer chemischen Monographie der Cladoniaceen.

Mit vier Lichtdrucktafeln und zwei Textfiguren.

Eingegangen am 2. August 1907.

Zur schärferen Unterscheidung und Charakterisierung der Flechten habe ich vor einiger Zeit einen neuen Weg eingeschlagen, nämlich die chemisch-monographische Durcharbeitung der Genera mit Bezug auf ihre spezifischen Stoffwechselprodukte, die Flechtensäuren.[1])

In gleichem Sinne unternommen ist die folgende, in den letzten vier Jahren ausgeführte Untersuchung über die Cladoniaceen-Gattung *Cenomyce* Ach. in dem Umfange, wie sie WAINIO in seiner bekannten Monographia Cladoniarum annimmt.

Dass ich fast alle deutschen Vertreter dieses Genus prüfen konnte, verdanke ich wesentlich der Beihilfe eines vorzüglichen Kenners der deutschen Cladonien, des Herrn H. SANDSTEDE in Zwischenahn. Er hat kein Opfer an Zeit und Mühe gescheut, um von den meisten Arten reichliche Materialien zusammenzubringen, und zwar — was für meine Aufgabe von besonderer Wichtigkeit erschien — in reinster Form

I. Die Gruppe der Cocciferae Del., Wainio.

Sie ist durch die Erzeugung von scharlachroten Apothecien und Spermogonien ausgezeichnet. Zur Untersuchung kamen folgende Arten in ein oder mehreren Varietäten:

---

1) Vergleichende Untersuchungen über Flechten in Bezug auf ihre Stoffwechselprodukte. Erste Abhandlung. Beihefte zum botanischen Centralblatt, Bd. XIV, Heft 1, 1903. Mit 4 Tafeln.

Flörkeana (Fr.),
macilenta Hoffm.,
bacillaris Nyl.,
digitata Schaer.,
coccifera (L.),
pleurota (Flörke),
deformis Hoffm.,
incrassata Flörke,
bellidiflora (Ach.).

Die Verarbeitung der Materialien geschah in folgender Weise: Von jeder Spezies wurden die scharlachroten Schlauchfrüchtchen abgeschnitten, um für sich auf die Ursache der Rotfärbung untersucht zu werden.

Die von den Apothecien befreiten Lagerstiele (Podetien) nebst etwa vorhandenen Thallusteilen zog ich im gepulverten Zustande am Rückflusskühler zweimal mit kochendem Aceton aus, und zwar kamen auf 50 *g* Flechte je 1 Liter, also im Ganzen 2 Liter zur Verwendung. Wenn das Auskochen jedesmal 1 Stunde lang geschieht, werden erfahrungsgemäss alle vorhandenen Flechtensäuren vollständig herausgenommen. Die heiss filtrierten Auszüge scheiden beim Stehen im bedeckten Kolben binnen 24 Stunden mehr oder minder reichlich Wachs ab, das man abfiltriert. Nach ihrer Vereinigung destilliert man die Auszüge (aus 50 *g* Flechte) bis auf ein Drittel ab und lässt sie abermals 24 Stunden stehen. Etwa wiederum abgeschiedenes Wachs wird gleichfalls abfiltriert. Hierauf engt man das Filtrat durch Abdestillieren bis auf einen kleinen Rest ein und lässt allmählich auskristallisieren. Es ergibt sich der Regel nach ein Kristallgemisch, dessen Bestandteile man in geeigneter Weise trennt.

Mehrfach wurde Usninsäure vorgefunden. Ihre Reinigung geschah immer durch Lösen in Chloroform, Einengen der Lösung und Ausfällen derselben mit dem zwei- bis dreifachen Volum Alkohol. Die Identifizierung erfolgte durch den Schmelzpunkt (196°) und das optische Drehungsvermögen, dessen Art und Grösse Herr Geheimrat H. SALKOWSKI (Münster) zu bestimmen die Güte hatte, wobei er die Chloroformlösung benutzte.

Aus verschiedenen Vertretern wurde Coccellsäure isoliert. Sie kristallisiert aus Eisessig in farblosen derben, glasglänzenden Prismen. Sie sind im einfachsten Falle vierseitig. Die Grundfläche erscheint als gleichseitiger Rhombus, die Seitenflächen haben ebenfalls rhombische Form. Aus solchen Prismen gehen sechsseitige hervor, indem zwei Längskanten, die der grösseren Diagonale des gleichseitigen Rhombus entsprechen, parallel zum Kantenverlauf weggeschnitten werden. Es können ferner an den Enden der Kristalle dachförmig geneigte Flächen entstehen, wodurch die Kristalle noch komplizierter werden. (Einige der genannten Formen habe ich in LIEBIG's Annalen **327**, 340 abgebildet, andere in meiner zusammen-

fassenden Arbeit über Flechtenstoffe [1]) Die Coccellsäure schmilzt bei 184—185° unter Gasentwicklung zur kaum gefärbten Flüssigkeit, die beim Erkalten mikroskopisch winzige Kriställchen liefert. HESSE (LIEBIG's Annalen **284**, 175), der offenbar ein unreines Präparat prüfte, gibt 178° an.

Äther, Alkohol, Aceton, Eisessig lösen in der Wärme ziemlich leicht, in der Kälte weniger gut. In kaltem Chloroform ist die Säure ziemlich leicht, in kaltem Benzol sehr schwer, in heissem schwer, in Schwefelkohlenstoff und Petroläther gar nicht löslich.

Konzentrierte Schwefelsäure löst nicht und verfärbt nicht, Kalilauge löst leicht und ohne Gelbfärbung. Bringt man Kristalle der Coccellsäure mit Sodalösung zusammen, so bedecken sie sich alsbald mit den Kriställchen des Natriumsalzes, das in Wasser schwer löslich erscheint, dasselbe ist der Fall, wenn man sie mit wässerigem Natriumbikarbonat oder Kaliumbikarbonat zusammenbringt. Auch mit Barytwasser erhält man sofort ein unlösliches Salz.

Die alkoholische Lösung rötet Lakmuspapier und wird durch Eisenchloridspuren violett, durch Chlorkalk nicht rot.

Wird die Lösung der Coccellsäure in verdünnter Kalilauge erwärmt, so nimmt sie rötliche Färbung an und zeigt nach Zusatz eines Tropfens Chloroform die Homofluoresceïn-Reaktion (grüne Fluoreszenz). Nach Zusatz von Chlorkalk wird die Lösung blutrot.

Wenn ich im Folgenden für die eine oder andere *Cenomyce* feststellte, dass sie Coccellsäure enthalte, so geschah dies ohne Ausnahme auf Grund der vorstehenden Eigenschaften.

Aus den scharlachroten Apothecien wurde mehrfach ein prachtvoll roter (etwa intensiv ziegelroter bis mennigroter) kristallisierender Stoff gewonnen, den ich als Rhodocladonsäure bezeichnen werde.

Zu seiner Darstellung kocht man die roten Köpfchen entweder mit Eisessig aus oder mit Chloroform. Die so erhaltenen intensiv gelbroten Auszüge engt man durch Eindampfen (Eisessig) oder Abdestillieren (Chloroform) soweit ein, dass sie beim Erkalten die rote Säure ausfallen lassen. Die Verunreinigungen bleiben dabei grossenteils in der Mutterlauge. Nachdem diese auf dem Absaugefilter entfernt ist, bewirkt man die weitere Reinigung durch wiederholtes Umkristallisieren aus kochendem Eisessig oder aus Chloroform.

Bei sehr langsamem Auskristallisieren aus der essigsauren Mutterlauge wurde die Säure in Form von mikroskopisch kleinen breiten, verkehrt keilförmigen Platten erhalten, die zu rosettenförmigen Aggregaten vereinigt waren. Die Auslöschung lag parallel und senkrecht zur Längsrichtung der Platten. Pleochroïsmus wurde

---

1) Die Flechtenstoffe in chemischer, botanischer, technischer und medizinischer Beziehung. Jena, G. FISCHER (1907).

nicht beobachtet. Schnelles Auskristallisieren aus kochendem Eisessig führte zu langen, schmalen mikroskopischen Blättchen, die meist dolchartig zugespitzt erschienen. Aus der eingeengten Chloroformlösung erhält man die Säure als eine glänzende tief-mennigrote Masse feinster Nädelchen.

Die Substanz schmilzt nicht; von etwa 200° ab wird sie allmählich dunkler rot, dann rotbraun, dunkelbraun und erscheint schliesslich, bei etwa 300°, schwarz wie Kohle.

Von Äther, auch kochendem, wird sie kaum gelöst. In kaltem absoluten Alkohol ist sie sehr schwer, in kochendem schwer löslich mit etwa ungarweinartiger, einen Stich ins Rote zeigender Farbe. Dasselbe gilt vom Aceton. Chloroform löst in der Kälte sehr schwer, in der Wärme etwas besser, mit leuchtend gelber Farbe. Ähnlich verhält sich Eisessig. Kaltes Benzol löst äusserst schwer, kochendes nur wenig besser, ebenfalls mit gelber Farbe. In Schwefelkohlenstoff ist die Substanz kaum löslich.

Verdünnte Kalilauge und Natronlauge färben sie braunrot und lösen mit eigentümlich bräunlich-rötlicher, wässeriges doppeltkohlensaures Natron löst mit himbeer- bis weinroter, konzentrierte Schwefelsäure mit intensiv himbeerroter Farbe. In Salpetersäure von 1,153 spezifischem Gewicht ist der Körper unlöslich, er wird auch nicht durch sie verfärbt

In Sodalösung gelöst reduziert er Permanganatlösung schon in der Kälte.

Wenn man die Lösung in wässerigem doppeltkohlensauren Natron mit Salzsäure versetzt, so fällt die Substanz unverändert aus, besitzt demnach Säurecharakter.

Bei der von Herrn Dr. P. Rave (Münster) ausgeführten Verbrennung eines im Vakuum-Exsikkator getrockneten Präparates ergaben sich folgende Werte:

0,1195 *g* lieferten 0,2530 CO_2, entsprechend 0,6900 C und 0,0347 H_2O, entsprechend 0,003855 H.

	Berechnet für		Gefunden
	$C_{12}H_8O_6$	$C_{14}H_{10}O_7$	
C	58,06	57,93	57,74
H	3,22	3,48	3,25

Aus den vorstehenden Ermittelungen scheint mir eine nahe Verwandtschaft mit dem Alizarin $C_{14}H_8O_4$ hervorzugehen.

1. C. Flörkeana (Fr.) f. intermedia Hepp.

(Taf. IV, Fig. 2.)

Schön fruchtendes Material sandte Herr H. SANDSTEDE vom Kehnmoor in Oldenburg. Er bezeichnete es als identisch mit den von ihm bereits in ZWACKH's Lichenes exsiccati unter Nr. 962 herausgegebenen Exemplaren.

Die Sendung war so reichlich, dass aus den abgeschnittenen Apothecien die rote Rhodocladonsäure auf dem in der Einleitung angegebenen Wege in relativ nicht unbeträchtlicher Menge isoliert werden konnte. Dabei wurde das Ausziehen der roten Köpfchen mit Eisessig vorgenommen, die Reinigung der Säure durch Umkristallisieren aus Chloroform. Die Merkmale, die für diesen prächtig roten Körper bereits in der Einleitung angegeben sind, wurden speziell für das aus den *Flörkeana*-Köpfchen gewonnene Präparat festgestellt.

Was die von den roten Schlauchfrüchtchen befreiten Lagerstiele anbetrifft, so zog ich sie mit Aceton aus. Nachdem der Auszug auf dem in der Einleitung angegebenen Wege möglichst von Wachs befreit war, engte ich ihn durch Abdestillieren stark ein und liess hierauf vollständig auskristallisieren.

Das auf dem Absaugefilter und durch Waschen mit kleiner Acetonmenge von der braunen Mutterlauge befreite nahezu farblose Kristallgemisch wurde in heissem Eisessig gelöst. Bei 24stündigem Stehen der Lösung im bedeckten Gefäss schied sich noch eine geringe Menge von Wachs ab, die abfiltriert wurde. Aus dem eingeengten Filtrat kristallisierten bei etwa 2tägigem Stehen zwei farblose Substanzen aus, die eine in Form von derben kurzen Prismen (Cocellsäure), die andere in mehr oder minder breiten rechteckigen, meist parallel über einander geschichteten Täfelchen (Cenomycin).

Die Trennung beider machte insofern Schwierigkeiten, als sie sich in den gewöhnlichen Lösungsmitteln etwa gleich gut lösten. Schliesslich kam ich dadurch zum Ziele, dass ich das Gemisch in heissem Chloroform löste und die Lösung in einer breiten offenen Schale allmählich eindunsten liess. Auf dem Boden des Gefässes kristallisierte fast rein Coccellsäure aus, an den Seitenwänden hauptsächlich Cenomycin.

Die durch Umkristallisieren aus wenig Eisessig gereinigte Coccellsäure schmolz bei 183—184° und zeigte auch in den anderen, in der Einleitung angegebenen Eigenschaften völlige Übereinstimmung mit dieser Substanz.

Das ebenfalls durch Umkristallisieren aus heissem Eisessig ge-

reinigte Cenomycin schmolz anfangs bei 189—190°, später bei 191 bis 192° unter Gasentwicklung zur braunen Flüssigkeit. Im oberen Teile des Schmelzröhrchens entsteht ein farbloses Sublimat winzigster Kriställchen. Aus Eisessig kristallisiert die Substanz in winzigen Platten, deren breite Flächen rechteckig erscheinen, während die schmalen Randflächen rhombische Form zeigen (Fig. 1, A. B). Die Auslöschungsrichtung liegt auf den breiten Seiten schief zur Längsrichtung des Kristalls.

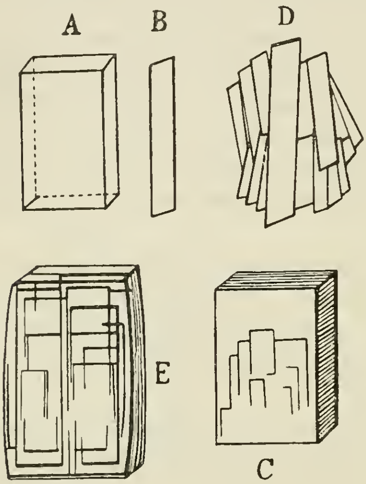


Fig. 1.
Kristalle des Cenomycins, aus Eisessig erhalten, 250fach. A eine Platte von vorn, B eine solche von der Seite. C eine Platte mit aufgelagerten kleinen Platten. D Komplex aufeinandergelagerter Platten, von der Seite gesehen. E ein ähnlicher Komplex von vorn betrachtet.

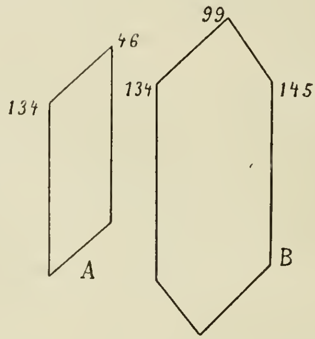


Fig. 2.
Kristallformen des Cenomycins aus Äther erhalten, 250fach.

Gewöhnlich treten die Platten zu Aggregaten mehr oder minder parallel aufeinander geschichtet auf. Solche Aggregate sind für die Substanz charakteristisch (Fig. 1. C, D, E).

Aus Äther dagegen kristallisiert sie in breiten dünnen Täfelchen. Im einfachsten Falle erscheinen die breiten Flächen von rhombischer Form (Fig. 2 A). Der stumpfe Winkel beträgt 134°. Meistens aber sind die Täfelchen sechseckig (Fig. 2 B). Die Winkel betragen dann 134°, 99° u. 145°.

Durch Chlorkalk wird die Substanz nicht rot. In Äther, Alkohol, Aceton, Chloroform und Eisessig ist sie in der Wärme leicht, in der Kälte weniger leicht löslich.

Die alkoholische Lösung reagiert neutral und wird durch Spuren von Eisenchlorid blau-violett.

In wässrigem doppeltkohlensaurem Natron wie in Soda ist das Cenomycin unlöslich, in Kalilauge und Barytwasser ohne Gelbfärbung leicht löslich. Konzentrierte Schwefelsäure scheint in der Kälte nicht zu lösen.

Von dem Vorhandensein der Coccellsäure und des Cenomycins kann man sich schon überzeugen, wenn man nur wenige Lagerstiele mit etwas Äther auskocht und die filtrierte Lösung im Reagierglas allmählich eindunsten lässt. Man erhält dann das Cenomycin in relativ breiten Täfelchen, die Coccellsäure in kleinen, meist skelettartig vereinigten Täfelchen oder in kleinen Prismen. Überspült man nun alle diese Kristalle mit einer wässrigen Lösung von Natriumbikarbonat und betrachtet sie bei schwacher mikroskopischer Vergrösserung, so findet man die Coccellsäure-Kristalle ganz blind geworden, rauh und grau aussehend (ihre vorher glasglänzenden Flächen bedecken sich ja, wie wir sahen, nach Zusammenbringen mit Soda- oder Natriumbikarbonat-Lösung mit den feinen Kriställchen des Natriumsalzes), während die anderen, Cenomycin darstellenden Kristalle nicht blind erscheinen.

Aus einem später zu erwähnenden Grunde war es nötig zu prüfen, ob *C. Flörkeana* f. *intermedia* etwa auch Thamnolsäure oder Squamatsäure erzeugt. Zu diesem Zwecke behandelte ich den Kristallrückstand des acetonischen Auszuges einer zweiten Partie der Flechte mit wässrigem Natriumbikarbonat, welches bekanntlich Thamnolsäure wie Squamatsäure leicht in Lösung bringt. Es ging hierbei aber nichts in Lösung, denn die filtrierte Waschflüssigkeit gab mit überschüssiger Salzsäure keinen Niederschlag. Die Abwesenheit der eben genannten beiden Säuren war damit durchaus sicher gestellt.

Noch sei bemerkt, dass in dem Kristallrückstande des acetonischen Extraktes der Flechte auch Usninsäure fehlt; bei der mikroskopischen Untersuchung des Kristallgemisches wird man auch nicht einen einzigen gelben Usninsäure-Kristall vorfinden.

Vorstehende, mit absolut reinem und richtig bestimmtem Material ausgeführte Untersuchung lehrt also, dass *C. Flörkeana* f. *intermedia* Hepp erzeugt:

Rhodocladonsäure in den scharlachroten Apothecien,
Coccellsäure } in den Podetien,
Cenomycin }

während Usninsäure, Thamnolsäure und Squamatsäure bestimmt fehlen.

Wie sich auf Vertikalschnitten durch das Hymenium leicht nach-

weisen lässt, kommt die Rhodocladonsäure an den Enden der Paraphysen zur Abscheidung, am reichlichsten an der kopfförmigen Endzelle. Sie scheint aber auch am Schlauchscheitel abgeschieden werden zu können.

O. Hesse (Journ. f. prakt. Chem. [2] Bd. 58, S. 471 u. Bd. 62, S. 446) hat aus einer Cladonia, die er als *Flörkeana* (Fr.) bezeichnet, nur Coccellsäure und Thamnolsäure erhalten. Da letztere, wie ich zeigte, nicht in *Flörkeana* vorkommt, so dürfte er mit einer falsch bestimmten Flechte gearbeitet haben. Höchst wahrscheinlich hatte er die der *Flörkeana* sehr ähnliche *C. macilenta* Hoffm. in Händen, die neben Coccellsäure tatsächlich Thamnolsäure enthält, daher auch mit Kalilauge gelb wird, was bei der thamnolsäurefreien *Flörkeana* nicht der Fall ist.

2. C. macilenta Hoffm. var. styracella (Ach.) Wainio.

(Taf. IV, Fig. 1.)

Von Herrn H. Sandstede auf dem Kehnmoor im Oldenburgischen in grösserer Menge und reinster Form mit Schlauchfrüchten gesammelt[1]). Beim Betupfen mit Kalilauge nehmen die Lagerstiele ausgesprochene Gelbfärbung an.

Die von den Lagerstielen abgetrennten scharlachroten Schlauchfrüchte kochte ich anhaltend mit Chloroform aus. Nach Abdestillieren des Lösungsmittels bis auf ein kleines Volum kristallisierte eine rote Substanz aus, die durch Umkristallisieren aus Chloroform gereinigt nach Löslichkeit, Unfähigkeit zu schmelzen, dem Verhalten zu Alkalien und zu konz. Schwefelsäure sich als Rhodocladonsäure erwies.

Die von den roten Schlauchfrüchtchen befreiten Lagerstiele kochte ich mit Aceton aus, entfernte aus dem Auszuge möglichst das vorhandene Wachs und destillierte schliesslich vollständig ab.

In dem auf diese Weise erhaltenen, von der braunen Mutterlauge durch Absaugen und Nachspülen mit Aceton befreiten Kristallgemisch liessen sich drei farblose kristallisierende Substanzen nachweisen: Thamnolsäure, Coccellsäure und Cenomycin.

Behandelt man dieses Gemisch mit wässrigem Natriumbikarbonat, so geht Thamnolsäure in Lösung und kann durch überschüssige Salzsäure gefällt werden, die Coccellsäure dagegen bleibt (teilweise als unlösliches Natriumsalz) zurück, ebenso das Cenomycin.

---

1) Herr S. schrieb mir, dass das Material identisch sei mit Zwackh, Lich. exs. Nr. 1158, 1159, 1157; Rehm, Cladon. exs. 426 u. Arnold, Exs. Nr. 1569.

Die Thamnolsäure reinigt man am besten durch Lösen in kochendem Eisessig, Erkalten- und 24stündiges Stehenlassen der Lösung. Hierbei scheidet sich fast die ganze Menge der Säure in winzigen farblosen Kriställchen ab.

Die Identifizierung der Thamnolsäure geschah auf Grund folgender Beobachtungen:

Die aus Eisessig gewonnenen Kristalle stellen mikroskopisch kleine niedere Prismen mit rhombischer Grundfläche und rhombischen Seitenflächen dar. Doch kommt es häufig vor, dass die Seitenflächen mehr oder minder starke Rundung erfahren, mithin die Basis von gebogenen Linien begrenzt erscheint, daher mehr spindeligen Umriss zeigt. Die von mir in *Thamnolia vermicularis* aufgefundene originale Thamnolsäure gibt, aus Eisessig kristallisiert, ganz die nämlichen charakteristischen Formen[1])

Hinsichtlich des Schmelzpunkts, den ich nach wiederholtem Umkristallisieren aus Eisessig bei etwa 212° liegend fand, war ebenfalls Übereinstimmung mit echter Thamnolsäure vorhanden, desgleichen in den Löslichkeitsverhältnissen. Alle gewöhnlichen Lösungsmittel lösen in der Kälte sehr schwer, in der Wärme schwer. Am besten lösen noch kochendes Aceton und kochender Eisessig. Dagegen ist die Substanz in allen Ätzalkalien leicht und mit intensiv-gelber Farbe löslich, ebenso in konz. Schwefelsäure. Selbst doppeltkohlensaure Alkalien lösen, wenn auch nicht ganz so leicht, und immer mit gelber Farbe.

Die alkoholische Lösung rötet Lakmuspapier und wird durch Spuren von Eisenchlorid violett.

Erwärmt man die Säure mit schwacher Kalilauge, so entsteht eine gelbe, dann rötliche Lösung, die nach Zusatz eines Tropfens Chloroform intensiver rot wird und grün fluoresziert.

Das nach Entfernung der Thamnolsäure verbleibende, aus Coccellsäure und Cenomycin bestehende Gemisch behandelte ich zunächst mit etwas Salzsäure, um das teilweis vorhandene coccellsaure Natrium in freie Coccellsäure überzuführen. Hierauf kristallisierte ich das gewaschene und getrocknete Kristallgemisch aus 75proz. Alkohol um. Wenn man der Lösung tropfenweis heisses Wasser in geringer Menge zusetzt und langsam erkalten lässt, scheidet sich eventuell noch etwas Wachs ab, das man abfiltriert. Nach starkem Einengen kristallisieren Coccellsäure und Cenomycin in Form von farblosen stark glasglänzenden Prismen und Platten aus.

Es gelang die beiden Substanzen quantitativ von einander zu

---

1) Abbildungen der Thamnolsäure-Kristalle findet man in meinem Buche: Die Flechtenstoffe in chemischer, botanischer, technischer und medizinischer Beziehung. S. 266.

trennen durch kurze Behandlung des Gemisches mit warmer Sodalösung. Hierbei geht die Coccellsäure in Lösung, das Cenomycin bleibt als unlöslich zurück und kann abfiltriert werden. Aus dem Filtrat fällt die Coccellsäure auf Zusatz von überschüssiger Salzsäure aus. Durch Umkristallisieren aus Alkohol gereinigt, schmolz sie bei 183—184° und zeigte auch alle die übrigen für die echte Coccellsäure eingangs dieser Arbeit angegebenen Eigenschaften.[1])

Das Cenomycin reinigte ich nach vorherigem Auswaschen und Trocknen ebenfalls durch Umkristallisieren aus Alkohol und identifizierte es nach den bei *C. Flörkeana* angegebenen Merkmalen.

Es ergibt sich also, dass vorstehende Flechte enthält:

Rhodocladonsäure in den Apothecien.
Coccellsäure, Thamnolsäure, Cenomycin } in den Lagerstielen.

Die Gelbfärbung der Lagerstiele mit Kalilauge oder Natronlauge beruht auf der Gegenwart von Thamnolsäure.

3. C. digitata Schaer. var. monstrosa (Ach.) f. brachytes Wainio Monogr. I, 132.

Von mir bei Münster i. W. an faulenden Baumstümpfen einer Wallhecke gesammelt. Die an ihrem grossblättrigen, graugrünen Thallus und ihren graugrünen, am Rande etwas eingekrümmten sorediösen, meist sterile Becher tragenden Lagerstielen kenntliche, mit Kalilauge intensiv gelb werdende Cladonie scheint chemisch noch nicht untersucht zu sein.

Wird der acetonische, möglichst von Wachs befreite Auszug bis auf ein kleines Volum abdestilliert und dieses allmählich auskristallisieren gelassen, so erhält man eine relativ reichliche Kristallmasse, die auf dem Absaugefilter von der dunkelbraunen Mutterlauge befreit und mit einigen Tropfen kalten Acetons gewaschen, schmutzigweisslich erscheint. Unter dem Mikroskop bestand sie aus durchaus einheitlichen, winzigen niedrigen Prismen mit rhombischer Grundfläche und rhombischen Seitenflächen. Durch Auskochen mit kleiner Menge Benzol, in welchem sie sehr schwer löslich ist, von Chlorophyll und durch Auskochen mit Essigsäure (2 T. Eisessig, 1 T. Wasser) von Wachs vollends befreit, wurde sie schliesslich durch Umkristallisieren

---

1) Die Coccellsäure ward schon früher einmal von mir aus der *C. macilenta* isoliert (Liebigs Annalen Bd. 327. S. 339) aber für Rhizonsäure gehalten. Die Merkmale sind aber daselbst ganz richtig angegeben.

aus kochendem Aceton gereinigt, aus welchem sie nach starkem Einengen rein ausfällt.

Die nähere Untersuchung der Substanz zeigte, dass es sich um Thamnolsäure handelt. Die Identifizierung geschah auf Grund aller der Eigenschaften, die ich unter *Cladonia macilenta* anführte.

Der Gehalt der Flechte an Thamnolsäure ist relativ nicht unbeträchtlich, denn er beträgt etwas über 2 pCt. Daher auch die intensive Gelbfärbung der Flechte mit Kalilauge, die der intensiven Gelbfärbung entspricht, welche die Thamnolsäure mit Ätzalkalien zeigt.

Ich habe nun auch die braune Mutterlauge geprüft. Zunächst auf die Gegenwart von Usninsäure. Es ist nämlich von KNOP (Chemisch-physiologische Untersuchung über die Flechten in LIEBIG's Annalen Bd. 49, S. 119) die Behauptung aufgestellt worden, dass in *Clad. digitata* Usninsäure vorhanden sei. Es wurde aber meinerseits von dieser gelben Säure auch nicht eine Spur vorgefunden. Das stimmt zu der den Lichenologen längst bekannten Tatsache, dass die Flechte nicht gelb oder gelbgrün gefärbt ist. Offenbar hat der genannte Forscher als Chemiker die *Cl. digitata* mit einer ähnlichen Cladonia verwechselt.

Ich habe ferner geprüft, ob etwa in der Mutterlauge etwas von Coccellsäure oder von Cenomycin und von Zeorin zu finden sei, da diese Stoffe ja in den verwandten Arten, wie ich in dieser Mitteilung zeigen werde, vorkommen. Indessen liess sich von keiner dieser beiden Substanzen etwas nachweisen.

Ob die Flechte in den Schlauchfrüchten Rhodocladonsäure enthält, konnte ich an obigem Material makrochemisch nicht prüfen, weil es fast durchweg steril war, und die wenigen vorhandenen Apothecien zur Untersuchung nicht ausreichten. Wohl aber glaube ich auf Grund der oben angegebenen mikrochemischen Reaktionen die Identität mit der genannten Säure annehmen zu dürfen.

4. C. bacillaris Nyl. var. clavata (Ach.) Wainio.

Auch diese Flechte war von Herrn H. SANDSTEDE reichlich in reinster Form und meist fruktifizierend auf dem Kehnmoor in Oldenburg gesammelt. Dem Charakter der Spezies entsprechend zeigten die Lagerstiele sorediöse Ausbildung und färbten sich mit Kalilauge nicht gelb.

Aus den reichlich vorhandenen Schlauchfrüchten wurde durch Auskochen mit Chloroform ebenfalls ein roter Körper gewonnen, der in der früher angegebenen Weise gereinigt alle Eigenschaften der Rhodocladonsäure zeigte.

Die Extraktion der ihrer Apothecien beraubten Lagerstiele erfolgte auch hier in der in der Vorbemerkung angegebenen Weise. Den möglichst von Wachs befreiten acetonischen Auszug brachte ich durch Abdestillieren auf ein kleines Volum und liess vollständig auskristallisieren.

Das durch Absaugen und durch Waschen mit kleiner Menge Aceton von der braunen Mutterlauge befreite Kristallgemisch zeigte unter dem Mikroskop gelbe und farblose Kristalle.

Durch Behandlung mit kaltem Benzol liess sich der gelbe Anteil entfernen, während der farblose als schwer löslich zurückblieb. Man trennt beide durch Filtration.

Aus dem gelb gefärbten benzolischen Filtrat kristallisierten nach starkem Einengen auf Zusatz von Alkohol gelbe Prismen, welche sich nach Schmelzpunkt, Kristallform und Löslichkeit als Usninsäure erwiesen und links drehend waren.

$$[a]_D^{19°} = -393{,}1°$$ [1])

Die nach Behandlung mit Benzol verbleibende farblose Kristallmasse erwies sich ihrerseits als ein Gemisch. Eine Probe desselben, unter dem Mikroskop mit Sodalösung zusammengebracht, zeigte einerseits derbe Kristalle, deren Oberfläche durch Bildung des Natriumsalzes blind wurde, andererseits dünne Täfelchen, deren Flächen glatt und glänzend blieben Bevor ich die Natur dieser beiden Substanzen feststellte, prüfte ich erst noch, ob das erwähnte Kristallgemisch etwa kleine Mengen von Thamnolsäure oder Squamatsäure enthalten möchte. Dies geschah durch Behandlung mit wässrigem Natriumbikarbonat Hierbei müssten Thamnolsäure wie Squamatsäure in Lösung gehen und durch überschüssige Salzsäure ausgefällt werden können. Es entstand aber bei diesem Versuche keine Fällung, folglich waren diese Säuren nicht vorhanden.

Nachdem das mit Natriumbikarbonat behandelte Kristallgemisch von dem Alkali durch Salzsäurezusatz befreit und sorgfältig ausgewaschen war, löste ich dasselbe in heissem Aceton. Beim Erkalten der mit wenig Wasser versetzten Lösung entstand eine Trübung, welche Wachsreste darstellte und abfiltriert wurde. Durch weitere kleine Wasserzusätze zum Filtrat konnten noch die letzten kleinen Wachsmengen abgeschieden werden.

Nach schliesslichem stärkeren Einengen der Lösung kristallisierten Coccellsäure und Cenomycin aus. Die Trennung beider geschah auf dem bei *C. macilenta* angegebenen Wege.

---

1) Die zur Prüfung benutzte kleine Probe war nicht analysenrein, daher die niedrige Zahl.

Die durch Umkristallisieren aus Eisessig gereinigte Coccellsäure schmolz bei 184°. Die weitere Identifizierung bewirkte ich nach den in den Vorbemerkungen angeführten Eigenschaften.

Das Cenomycin wurde aus Eisessig in den charakteristischen Aggregaten erhalten, wie ich sie in Textfigur 1 abbildete; die übrigen bei *Flörkeana* angegebenen Merkmale waren gleichfalls vorhanden.

C. bacillaris var. *clavata* erzeugt mithin:

Rhodocladonsäure in den Apothecien.
Usninsäure, Coccellsäure, Cenomycin } in den Podetien.

Die schwach hellgrüne Färbung der Podetien beruht offenbar auf der Gegenwart der Usninsäure.

Schon wenn man nur 1 Dutzend oder selbst nur $^1/_2$ Dutzend Lagerstiele mit erwärmtem Äther auszieht und die filtrierte Lösung allmählich eindunsten lässt, erhält man an der Wandung des Reagierglases sowohl die gelben Kristalle von Usninsäure, als auch die breiten farblosen Täfelchen des Cenomycins und die meist weniger grossen der Coccellsäure. Letztere erkennt man leicht daran, dass sie mit Sodalösung oder wässrigem Natriumbikarbonat sich alsbald verändern in dem Sinne, dass sie sich in Nädelchen oder Blättchen des Natriumsalzes umsetzen, wodurch ihre Flächen bald den Glanz verlieren und blind und rauh werden, während die Cenomycin-Kristalle sich nicht verändern.

5. C. pleurota (Flörke).

(*Capitularia pleurota* Flörke; *Cladonia coccifera* (L.) var. *pleurota* [Flörke] Wainio I, 168).

(Tafel III, Fig. 3.)

Von Herrn H. SANDSTEDE als einheitlicher reiner Rasen auf dem Kehnmoor im Oldenburgischen gesammelt. Die gelbgrünen Lagerstiele waren im oberen Teile oder ganz sorediös und trugen teils sitzende, teils kurz gestielte Schlauchfrüchte.

Der mit heissem Chloroform aus den roten Apothecien erhaltene Auszug liess nach starkem, durch Abdestillieren bewirkten Einengen einen scharlachroten Körper ausfallen, der durch Umlösen aus Chloroform und Einengen der Lösung gereinigt, alle bereits angegebenen Eigenschaften der Rhodocladonsäure zeigte.

Wenn man den acetonischen Auszug der von den Apothecien befreiten Lagerstiele nach möglichster Befreiung von Wachs bis

auf ein Volumen abdestilliert, das etwa die Hälfte des angewandten Flechtenvolums beträgt und diesen Rest allmählich eindunsten lässt, so erhält man ein Kristallgemisch. Von der geringen Menge der dunkelbraunen Mutterlauge durch Absaugen und Abspülen mit kleiner Quantität Acetons befreit, liess es unter dem Mikroskop zwei kristallisierende Anteile erkennen: gelbgrüne Prismen und farblose hexagonale Doppelpyramiden; von Coccellsäure-Kristallen liess sich nichts beobachten.

Es zeigte sich, dass die gelben Prismen Usninsäure, die farblosen hexagonalen Doppelpyramiden Zeorin darstellten. Man kann die Trennung beider quantitativ bewerkstelligen, wenn man das Gemisch im geriebenen Zustande in warmem Äther löst und diese Lösung mehrmals mit verdünntem wässrigen Kaliumbikarbonat wäscht. Hierbei geht die Usninsäure in die Waschflüssigkeit über und kann daraus durch Salzsäure gefällt werden. Im Äther verbleibt Zeorin und kristallisiert beim Abdestillieren des Lösungsmittels oder beim freiwilligen Eindunsten desselben in schmalen, zu Rosetten vereinigten Blättchen aus.

Die wie oben gereinigte Usninsäure war links-drehend.

$$[a]_D^{16°} = -496,8°.$$

Das Zeorin, durch Umkristallisieren aus kochendem Alkohol gereinigt und aus diesem Lösungsmittel in Form von schlanken hexagonalen Doppelpyramiden ausfallend, schmolz bei 249—251°. Aus Benzol erhielt ich bei schnellem Auskristallisieren regelmässig-sechseckige Blättchen.

Was nun die dunkelbraune Mutterlauge betrifft, aus der Zeorin und Usninsäure ausgefallen waren, so habe ich sie noch speziell auf etwaige Gegenwart von Coccellsäure und Cenomycin geprüft. Dasselbe geschah mit der Mutterlauge, die beim Umkristallisieren der Usninsäure verblieb. Ich habe aber hier wie dort nichts von Coccellsäure und Cenomycin vorgefunden.

Aus diesen Darlegungen geht hervor, dass die Flechte enthält:

Rhodocladonsäure in den Apothecien.
Usninsäure }
Zeorin } in den Lagerstielen.

Auffällig ist die völlige Abwesenheit von Coccellsäure und Cenomycin. Von Usninsäure enthält die Flechte etwa $^3/_4$ pCt., von Zeorin höchstens $^1/_3$ pCt.

Herr SANDSTEDE sandte mir vom Kehnmoor in Oldenburg eine Form der Flechte, welche seiner Auffassung nach mehr der *C. coccifera* var. *stemmatina* Ach. entsprach.

Eine eingehende Untersuchung, die ich genau wie bei *pleurota* anstellte, ergab aber ganz dieselben Stoffe, welche *pleurota* enthält:

Rhodocladonsäure in den Apothecien.
Usninsäure } in den Lagerstielen (keine Spur
Zeorin } von Cenomycin u. Coccellsäure).

Ich bin daher der Ansicht, dass die in Rede stehende Form zu *C. pleurota* (Flörke) gehört.

Eine andere, auf Taf. III, Fig. 4 dargestellte Form der *C. pleurota* fand ich unter einem dichten *Calluna*-Strauch bei Kyllburg in der Eifel. Lichtmangel und Feuchtigkeit hatten bewirkt, dass die Becher am Rande neue Becher getrieben hatten und eine Apothecienbildung fehlte. Alle Teile waren sorediös.

Bei der ausführlichen, genau wie oben ausgeführten Prüfung fand ich in den Lagerstielen gleichfalls Usninsäure und Zeorin und keine Spur von Coccellsäure und Cenomycin.

Die genannte Flechtenform ist daher sicher zu *pleurota* zu stellen.

6. C. coccifera (L.) var. stemmatina Ach.

(Taf. III, Fig. 5.)

Von mir auf Porphyrblöcken bei Paneveggio in Südtirol in 1500 *m* Höhe gesammelt.

Die abgeschnittenen scharlachroten Apothecien lieferten bei der Extraktion mit kochendem Eisessig einen ziegelroten Stoff, der durch Umkristallisieren aus Chloroform gereinigt wiederum mit Rhodocladonsäure identifiziert werden konnte.

Der acetonische Auszug der von den roten Köpfchen befreiten Lagerstiele und Thallusteile gab nach möglichster Befreiung von Wachs beim Abdestillieren bis auf einen geringen Rest ein Kristallgemisch, in welchem man mit dem Mikroskop unterscheiden konnte: gelbe Prismen (Usninsäure) und farblose derbe Kristalle.

Zur Trennung beider eignete sich am besten kochender 75prozentiger Alkohol. Hierbei gehen die farblosen Kristalle in Lösung und die Usninsäure bleibt als schwerlöslich in ihrer Hauptmenge zurück.

Beim Erkalten des alkoholischen Filtrats fallen kleine Mengen von Usninsäure aus, die man abfiltriert. Engt man nun nicht zu stark ein, und lässt erkalten, so fällt Coccellsäure in winzigen derben Kristallen aus, die man abfiltriert. Im Filtrat hat man hauptsächlich Cenomycin, das nach stärkerem Einengen auskristallisiert. Um es vollständig von Coccellsäure zu befreien, behandelte ich es mit warmer wässeriger Sodalösung, zur letzten

Reinigung kristallisierte ich die zuvor ausgewaschenen Kristalle aus Eisessig um.

Die Coccellsäure wurde ebenfalls durch Umkristallisieren aus Eisessig gereinigt und wie oben identifiziert. Das Cenomycin liess sich an den bei *C. Flörkeana* angeführten Eigenschaften sicher erkennen. Es scheint etwas reichlicher vorhanden zu sein, als die Coccellsäure.

Die wie früher gereinigte Usninsäure erwies sich als linksdrehend:

$$[a]_D^{15°} = -493{,}3°.$$

Um zu sehen, ob die Flechte auch etwa kleine Mengen von Thamnolsäure erzeuge, prüfte ich die Mutterlaugen sorgfältig, aber mit negativem Resultat. Auch von Zeorin konnte ich nichts nachweisen.

Es ergibt sich also, dass *Cl. coccifera* var. *stemmatina* (Ach.) Zopf aus den Alpen enthält:

Usninsäure, Cenomycin, Coccellsäure } in den Lagerstielen,
Rhodocladonsäure in den Apothecien.

Eine gleiche Flechte, die ich auf Gneisboden bei St. Anton im Verwalltale in einer Höhe von etwa 1400 *m* sammelte, hat mir bei einer wie oben ausgeführten Untersuchung ganz dasselbe Resultat geliefert.

C. *coccifera* var. *stemmatina* unterscheidet sich also von *C. pleurota* (Flk.) wesentlich durch den Mangel an Zeorin und die Gegenwart von Coccellsäure und Cenomycin.

O. HESSE hat in einer Flechte, die er als C. *coccifera* (L.) bezeichnet, „als wesentlichen Bestandteil“ Coccellsäure gefunden. (LIEBIG's Annalen **284**, 175 und Journ. für prakt. Chem. [2] **57**, 274.) Ob HESSE überhaupt eine *coccifera* vor sich hatte, erscheint um so fraglicher, als er sagt, die Flechte sei „an ihren scharlachroten Apothecien leicht erkennbar“. Er scheint hiernach nicht zu wissen, dass scharlachrote Apothecien noch bei mindestens neun anderen deutschen Cladonien vorkommen. Von Usninsäure, Cenomycin und Rhodocladonsäure erwähnt er übrigens nichts, obwohl diese drei Stoffe doch mindestens ebenso „wesentlich“ für die *C. coccifera* sind, wie die Coccellsäure.

7. C. bellidiflora (Ach.) Schaer. var. coccocephala (Ach.) Wainio.

Das im Riesengebirge gesammelte Material verdanke ich Herrn Privatdozent Dr. Tobler.

Die mit kochendem Eisessig behandelten scharlachroten Apothecien lieferten einen roten Stoff, der durch Umkristallisieren aus Chloroform gereinigt, alle Eigenschaften der Rhodocladonsäure aufwies.

Die von den roten Apothecien möglichst befreiten Lagerstiele wurden mit Aceton ausgezogen. Nachdem die wachsartige Substanz aus der rotbraunen Lösung möglichst entfernt war, destillierte ich bis auf ein Volum ab, das etwa dem Volum des benutzten Flechtenpulvers entsprach. Bei eintägigem Stehen der Lösung im bedeckten Gefäss kristallisierte eine farblose Masse aus (I). Die Mutterlauge lieferte bei allmählichem Eindunsten ein weiteres Kristallgemisch (II).

Anteil I zeigte unter dem Mikroskop winzige Kriställchen, welche die Form von Squamatsäure-Kristallen zeigten (vierseitige niedrige Prismen mit rhombischer Grundfläche und rhombischen Seitenflächen, wie ich sie in LIEBIG's Annalen 324, 73 abbildete). Sie waren verunreinigt durch einen amorphen Körper, der beim Auskochen des Gemisches mit Eisessig zurückblieb. Beim Erkalten der heiss filtrierten und etwas eingeengten Lösung fiel die Sqamatsäure bereits rein aus. Sie wurde identifiziert durch den Schmelzpunkt 214—215°, Löslichkeit in Kalilauge ohne Gelbfärbung (die ähnliche Thamnolsäure löst sich in Kalilauge mit intensiv gelber Farbe), Rotwerden der Lösung in verdünnter Kalilauge oder in Ammoniak bei mehrtägigem Stehen, purpurne Färbung der alkoholischen Lösung mit Spuren von Eisenchlorid.

Kristallgemisch II liess bei der mikroskopischen Untersuchung erkennen:

1. farblose, kahnförmige Kriställchen (Squamatsäure);
2. farblose, sechsseitige, schmale Täfelchen (Zeorin);
3. gelbgrüne Kristalle (Usninsäure);
4. gelbbraune bis dunkelbraune sechsseitige Täfelchen (Bellidiflorin).

Bei Behandlung dieses Gemisches mit kaltem Benzol bleibt die darin sehr schwer lösliche Sqamatsäure zurück; die anderen Körper gehen in Lösung und kristallisieren beim allmählichen Eindunsten sehr schön aus.

Das Bellidiflorin erhält man hierbei vorwiegend in Gestalt von winzigen dicken vierseitigen Prismen mit rhombischer Grundfläche. Die Seitenflächen stehen senkrecht auf der Grundfläche *a*. Zwischen gekreuzten Nikols bleibt die Grundfläche bei jeder Drehung

des Objekttisches dunkel, die Seitenflächen zeigen die Auslöschung parallel und senkrecht zu den Kanten. Manche dieser Prismen sind so niedrig, dass sie nur als dünne Platten erscheinen. Der stumpfe Winkel der rhombischen Grundfläche beträgt 120°. Nicht selten bildet die Grundfläche der Plattenformen ein gleichseitiges Dreieck. Mitunter sind zwei solcher Dreiecke so übereinander gelagert, dass ein regelmässig-sechseckiger Stern entsteht.

Aus der acetonischen Mutterlauge erhielt ich dünne Platten von der Form eines regelmässigen Sechseckes, welche sehr niedrige sechsseitige Säulen darstellen.

Nach dem Gesagten dürften die Kristalle dem hexagonalen System angehören.

Sehr dünne Platten erscheinen gelbbräunlich, dickere mehr rotbraun bis dunkelbraun, bei schwachen Vergrösserungen schwarzbraun.

Auffällig ist der starke Pleochroismus, der besonders bei den dicken aus Benzol erhaltenen Kristallen hervortritt und von rotbräunlich zu olivengrün geht.

In Benzol und Aceton ist die Substanz mit rotbrauner Farbe schon bei gewöhnlicher Temperatur ziemlich gut, in Äther schwer löslich, in Petroläther kaum. Von Kalilauge wird sie mit gelber Farbe gelöst, in doppeltkohlensaurem Natron und in konzentrierter Schwefelsäure ist sie unlöslich.

Die Usninsäure, die sich von dem Bellidiflorin durch Behandlung mit Petroläther abtrennen liess, wurde gereinigt durch Lösen in Chloroform, Einengen der Lösung und Ausfällen mit Alkohol. Die Identifizierung geschah durch Schmelzpunkt (196°), Kristallform und Löslichkeit. Ich habe übrigens nur geringe Mengen der Säure erhalten können, weil die Flechte nur wenig davon enthält. Eine Bestimmung des Drehungsvermögens war daher nicht möglich.

Wird die chloroformisch-alkoholische Lösung, aus der die Usninsäure ausgefallen ist, eingeengt und eindunsten gelassen, so erhält man eine sehr kleine Menge von Zeorin, kenntlich an der Kristallform (hexagonale Doppelpyramiden, aus Benzol zierliche regelmässig sechseckige Täfelchen) und der Unlöslichkeit in Kalilauge.

8. C. incrassata Flörke.

Wie ich in LIEBIG's Annalen, Bd. 340, S. 304, darlegte, enthält die Flechte Laevo-Usninsäure und eine aus Alkohol in farblosen Prismen kristallisierende, noch nicht näher untersuchte Säure. Den in den scharlachroten Apothecien vorhandenen roten Stoff habe ich aus Mangel an Material zwar nicht makrochemisch darstellen

können, da er aber mikrochemisch sich durchaus wie Rhodocladonsäure verhielt, so glaube ich ihn unbedenklich als solche auffassen zu dürfen.

9. C. deformis (L.)

Wie in LIEBIG's Annalen der Chemie, Bd. 313, S. 328—329 näher ausgeführt ist, enthalten vom Thallus abgetrennte Lagerstiele Usninsäure, Zeorin und noch zwei andere farblose Körper, die im Gegensatz zum Zeorin in Sodalösung löslich sind, aber damals ihrer geringen Menge wegen ausser Betracht bleiben mussten. Die Untersuchung meines Usninsäure-Präparates durch H. SALKOWSKI (LIEBIG's Annalen der Chemie, Bd. 314, S. 103) zeigte, dass es linksdrehend war.

II. Die Gruppe der Ochrophaeae.

Diese braunfrüchtigen Vertreter der Gattung *Cenomyce* hat WAINIO in der auf S. 466—471 seiner Monographie gegebenen Übersicht in vier Reihen gebracht:

1. *Clathrinae* (Müll. Arg.) Wainio,
2. *Unciales* (Del.) Wainio,
3. *Chasmariae* (Ach.) Flörke,
4. *Clausae Wainio.*

Ich prüfte zunächst fast sämtliche deutschen Vertreter der *Clausae*, nämlich:

C. fimbriata (L.) var. *apolepta* (Ach.) f. *coniocraea* (Flörke).
„ var. *cornuto-radiata* Coem.
„ var. *cornuto-radiata* Coem. f. *nemoxyna* (Ach.).
„ var. *simplex* (Weis) f. *minor* (Hag.).
„ var. *simplex* (Weis) f. *major* (Hag.).
„ var. *prolifera* (Retz.) Mass.
C. gracilis (L.) var. *chordalis* (Flörke) Schaer.
„ var. *elongata* (Jacq.) Wainio.
C. verticillata (Hoffm.) var. *evoluta* Th. Fries.
„ var. *cervicornis* (Ach.) Flörke.
„ var. *cervicornis* (Ach.) f. *phyllophora* (Flörke) Sandstede.
„ var. *subcervicornis* Wainio.
C. chlorophaea (Flörke).

C. pyxidata (L.) Fr. var. *neglecta* (Flörke).
" var. *cerina* Arnold.
C. pityrea (Flörke) var. *Zwackhii* Wainio f. *scyphifera* (Del.) Wainio.
" var. *cladomorpha* Flörke.
C. degenerans (Flörke) f. *cladomorpha* (Ach.) Wainio.
C. alpicola (Flot.) var. *macrophylla* (Sommerf.).
C. foliacea (Huds.).
C. strepsilis (Ach.).
C. cyanipes (Sommerf.).

Sodann kamen fast sämtliche deutschen Vertreter der *Chasmariae* zur Untersuchung, und zwar:

C. furcata (Huds.) Schrad. var. *racemosa* (Hoffm.).
" var. *pinnata* (Flörke).
C. rangiformis Hoffm. var. *pungens* (Ach.).
C. crispata (Ach.) Flot. var. *virgata* (Ach.) Wainio.
" var. *gracilescens* (Rabenh.).
C. squamosa (Scop.) Hoffm. var. *denticollis* (Hoffm.).
" var. *multibrachiata* Flörke.
" var. *ventricosa* Schaer.
C. caespiticia (Pers.) Flörke.
C. delicata (Ehrh.) Flörke.
C. cenotea (Ach.) Schaer.
C. glauca Flörke.
C. turgida (Ehrh.) Hoffm.

Bei der Untersuchung der vorstehenden Arten konnte ich mehrfach die Gegenwart von Fumar-Protocetrarsäure feststellen. Ihre Identifizierung wurde durch folgende Eigenschaften bewirkt:

1. Beim Kauen zeigt die Säure intensiv bitteren Geschmack.
2. Sie löst sich sehr schwer in kochendem Benzol und Äther, schwer in kochendem Alkohol, etwas besser in kochendem Aceton.
3. Sie schmilzt nicht, sondern verkohlt bei etwa 265°.
4. Bei dieser Temperatur setzt sich im oberen Teile des Schmelzröhrchens ein Sublimat von relativ grossen prismenförmigen, stark glasglänzenden Kristallen ab, welche nach Hesse Fumarsäure darstellen.
5. Bei anhaltendem Kochen mit absolutem Alkohol, dem man ein wenig konzentrierte Salzsäure zugefügt hat, und darauf folgendem Eindampfen der Lösung entsteht ein blaugrünes bis blaues Produkt, welches zuerst von Hesse beobachtet wurde.

6. Mit überschüssigem alkoholischen Kali oder Natron gekocht gibt die Säure eine ebenfalls stark bittere Substanz, die Cetrarsäure, die, nach Zusatz von Wasser, mit Salzsäure leicht ausgefällt werden kann. Sie verkohlt schon bei 230° und liefert beim Erhitzen mit salzsaurem Alkohol ebenfalls ein blaues Produkt.

Aus einer ganzen Reihe von Arten isolierte ich Squamatsäure. Die Identifizierung wurde in allen Fällen bewirkt:

1. Durch die Kristallform (aus Eisessig niedere Prismen, welche vierseitig erscheinen und von rhombischen Flächen begrenzt sind. Man vergleiche meine Abbildungen in LIEBIG's Annalen, Bd. 324, S. 73).
2. Durch den Schmelzpunkt (214–215°).
3. Durch die Löslichkeitsverhältnisse. (Sehr schwer löslich in Äther, Alkohol, Chloroform, Benzol, etwas besser in kochendem Eisessig, noch etwas besser in kochendem Aceton, leicht in wässerigem Kalium- oder Natriumbikarbonat.)
4. Durch den Mangel an bitterem Geschmack,
5. Durch die purpurne Färbung der alkoholischen Lösung mit Spuren von Eisenchlorid; durch die rote Färbung, welche die anfänglich farblose Lösung in Kalilauge oder Ammoniak nach mehrtägigem Stehen annimmt.
6. Durch die grüne Fluorescenz, welche die mit erwärmter Kalilauge erhaltene rote Lösung nach Zusatz eines Tropfens Chloroform zeigt.

10. C. fimbriata (L.) Fr. var. simplex (Weis).

(Taf. I, Fig. 1.)

Das am Rande eines Fichtenwaldes bei Daun in der Eifel von mir gesammelte Material entsprach nach dem Urteile des Herrn H. SANDSTEDE der Form *minor* (Hag.) Wainio Monogr. II, 238. Die schmal kreiselförmigen bis trompetenförmigen sterilen Podetien waren nur etwa 10—12 *mm* lang und im oberen Teile soredial; der Thallus erschien kleinblättrig, mit eingeschnittenen Läppchen.

Die vereinigten von Wachs befreiten acetonischen Auszüge liessen nach Abdestillieren bis auf ein sehr kleines Volum beim Erkalten eine relativ reichliche Kristallmasse ausfallen, die auf dem Absaugefilter mit kleinen Mengen kalten Acetons gewaschen, weisslich erschien. Durch wiederholtes Umkristallisieren aus kochendem Aceton gereinigt zeigte sie alle die im Vorausgehenden angegebenen Eigenschaften der Fumarprotocetrarsäure.

Aus der braunen acetonischen Mutterlauge erhielt ich beim allmählichen Eindunstenlassen einen durch dunkelbraune Schmieren verunreinigten Kristallkuchen. Von diesen durch Ausstreichen auf der Tonplatte und Waschen mit kaltem Benzol möglichst befreit, sah die Kristallmasse schwach bräunlich aus.

Sie erwies sich als aus Fumarprotocetrarsäure und Fimbriatsäure bestehend. Bei Behandlung dieses Gemisches mit kochendem Benzol ging letztere in Lösung, um beim Erkalten in Aggregaten feinster farbloser Nädelchen auszufallen.

Durch mehrfaches Umkristallisieren aus Benzol und dann aus Äther gereinigt, schmolz die Säure bei etwa 98—99°.

Aus Äther erhält man bei langsamem Auskristallisieren schmälere oder breite zu Rosetten angeordnete Blättchen von rhombischer oder dolchartiger Form. Der stumpfe Winkel des Rhombus beträgt etwa 109°. Zwischen gekreuzten Nikols bleiben die dem Objekttisch genau parallel liegenden Flächen bei jeder Drehung des Objekttisches dunkel; doch erschienen sie bei Verwendung eines Gipsblättchens Rot I rotgelb oder violett, demnach immerhin schwach doppelbrechend.

In Äther, absolutem Alkohol und heissem Benzol löst sich die Säure leicht, in 60proz. Alkohol etwas weniger leicht, in kaltem Benzol schwer. Die alkoholische Lösung rötet Lakmuspapier und wird durch Spuren von Eisenchlorid nicht gefärbt.

Kalilauge und wässriges Kaliumbikarbonat lösen leicht und ohne Gelbfärbung. Beim Schütteln schäumen diese Lösungen nach Art echter Seifen. Konz. Schwefelsäure löst mit schwach bräunlicher Farbe. Permanganat wird von der in Soda gelösten Säure schon bei gewöhnlicher Temperatur sofort reduziert. Zu Elementaranalysen reichte leider das Material nicht aus. Ich hoffe aber, sie später nachholen zu können.

Die Prüfung der Mutterlaugen auf Atranorsäure gab ein durchaus negatives Resultat. Auch aus dem ätherischen Auszug einer Quantität des Flechtenpulvers war keine Spur dieser Säure zu gewinnen! Der Gehalt der lufttrockenen Flechte an Fumar-Protocetrarsäure betrug reichlich 1 pCt., der an Fimbriatsäure etwa $^1/_2$ pCt.

Durch vorstehende Untersuchungen ist also die Tatsache ganz sicher gestellt, dass die Flechte Fumar-Protocetrarsäure und Fimbriatsäure erzeugt, aber nichts von Atranorsäure.

11. C. fimbriata (L.) Fr. var. simplex (Weis).
(Taf. I, Fig. 2 u. 3)

Das Material entnahm ich der Böschung des Dortmund-Ems-Kanals bei Münster i. W. Die Podetien waren etwa 10—35 *mm* lang, die grösseren ziemlich fest und dick. Sie entsprachen also der Form *major* (Hag.) Wainio, Monogr. II, S. 258.

Die Untersuchung dieses Materials, das genau in derselben Weise, wie bei der vorausgehenden Form ausgeführt wurde, ergab insofern ein wesentlich anderes Resultat, als ich neben Fumar-Protocetrarsäure 1—1½ pCt. nur sehr kleine Mengen von Fimbriatsäure, daneben aber noch Atranorsäure erhielt.

Aus dem nach starkem Einengen von Wachs befreiten acetonischen Auszug kristallisierten bei vollständigem Abdestillieren des Acetons die drei Säuren aus. Behandelt man das Gemisch mit Benzol, so gehen Atranorsäure und Fimbriatsäure in Lösung, die Fumar-Protocetrarsäure dagegen bleibt zurück. Nachdem ich sie durch Umkristallisieren aus Aceton gereinigt hatte, identifizierte ich sie nach der oben angegebenen Weise. Die eben erwähnte Benzollösung lässt beim Eindunsten Atranorsäure und Fimbriatsäure ausfallen. Letztere liess sich durch kalten Äther wegschaffen, die Atranorsäure blieb hierbei ungelöst. Sie wurde gereinigt durch Lösen in heissem Benzol, Einengen der Lösung und Ausfällen mit Alkohol. Die Identifizierung geschah durch Überführung in das charakteristische, zitronengelbe, in kugeligen Nadelaggregaten auftretende Barytsalz.

Die vorstehende Flechte unterscheidet sich also wesentlich von der vorausgehenden durch ihre Erzeugung von Atranorsäure.

Die Gegenwart dieser Säure kann man schon dann sicher nachweisen, wenn man selbst nur etwa ein Dutzend der becherförmigen Podetien pulvert, mit Äther auszieht und diesen filtrierten Auszug im Reagierrohr allmählich eindunsten lässt, was innerhalb von ein paar Tagen geschieht. An der Wandung des Glases setzen sich hierbei farblose, schon mit der Lupe wahrnehmbare Prismen ab, die bei schwacher mikroskopischer Betrachtung die charakteristische Form der Atranorsäure-Prismen zeigen.

Wie ich an anderer Stelle darlegen werde, geht die in Rede stehende Flechte infolge von Beschattung in einfach- oder wiederholtsprossende Formen über, welche der von Wainio (Monogr. Cladon. II, 271) beschriebenen *C. fimbriata* var. *β prolifera* (Retz.) Mass. in allen Punkten vollkommen entsprachen und auf Tafel III, Fig. 1 abgebildet sind. Ich habe auch solche Zustände in einiger Menge chemisch sorgfältig untersucht, wobei ich mich genau an das eben angegebene Verfahren hielt, und bin dabei zu dem Resultate gekommen, dass sie ebenfalls Fumar-Protocetrarsäure, Atranorsäure und etwas Fimbriatsäure enthalten.

12. C. fimbriata (L.) var. cornuto-radiata Coem.

Wainio, Monogr. Clad. II, 275; Sandstede, Cladonien des nordwestdeutschen Tieflandes, S. 445 u. 447.

(Taf. I, Fig. 4.)

Reinstes Material sandte Herr Sandstede vom Kayhauser Moor in Oldenburg.

Zur Prüfung auf Atranorsäure zog ich 50 *g* des Flechtenpulvers mit kochendem Äther aus, der bekanntlich Atranorsäure leicht aufnimmt und entsäuerte den stark eingeengten Auszug im Scheidetrichter mit wässrigem Natriumbikarbonat.

War wirklich Atranorsäure vorhanden, so musste sie im entsäuerten Äther verblieben sein. Als ich nun den Äther abdestillierte, und den Rückstand untersuchte, war auch nicht ein einziger Kristall dieser Substanz zu entdecken.

Ich kochte nun die Flechte mit Aceton aus, befreite den Auszug von Wachs und destillierte ihn schliesslich bis auf ein kleines Volum ab. Beim Erkalten fiel relativ reichlich ein farbloser stark bitterer Körper aus, der alle die eingangs angeführten Eigenschaften der Fumar-Protocetrarsäure zeigte.

Vergebens versuchte ich aus der dunklen acetonischen Mutterlauge Fimbriatsäure zu erhalten.

Hesse fand ebenfalls einen bei 260—265° verkohlenden Bitterstoff in der Flechte (Journ. f. prakt. Chem. [2] *62*, 448), der aber statt Fumar-Protocetrarsäure — Protocetrarsäure darstellte.

Die Erklärung für diese Differenz liegt darin, dass ich selbst ein völlig indifferentes Mittel zur Extraktion und zur Reinigung des Bitterstoffes verwandte, nämlich Aceton, während jener Chemiker den ätherischen Auszug der Flechte mit Natriumbikarbonat ausschüttelte. Hierbei musste die ursprünglich im Ätherauszug vorhandene Fumar-Protocetrarsäure unfehlbar gespalten werden in Fumarsäure und Protocetrarsäure. Beim Ausfällen der Waschflüssigkeit mit Salzsäure musste mithin letztere erhalten werden.

Die Flechte enthält also:

Fumar-Protocetrarsäure,
keine Spur von Atranorsäure,
keine Fimbriatsäure.

13. C. fimbriata (L.) var. apolepta (Ach.) Wainio f. coniocraea (Flörke), Wainio, Monogr. II, 308.

(Hierzu Tafel II, Fig. 2.)

Am Grunde von Eichen in einem Walde bei Münster i. W. von mir in meist sterilem Zustande gesammelt und von Herrn Sandstede bestimmt.

Wird der wie in der Vorbemerkung erhaltene Acetonauszug nach möglichster Befreiung von Wachs bis auf ein nicht zu kleines Volum abdestilliert und erkalten gelassen, so fällt eine einheitliche Kristallmasse aus, die nach Absaugen der braungrünen Mutterlauge und Nachspülen mit kaltem Aceton farblos erscheint. Sie wird durch Auskochen mit Benzol von etwaigen kleinen Beimengungen der Atranorsäure und durch Umkristallisieren aus Aceton von etwaigen Wachsresten befreit.

Da sie sehr stark bitter schmeckte, bei 260° verkohlte, im Schmelzröhrchen ein Sublimat von grossen Fumarsäure-Kristallen gab und mit salzsaurem Alkohol gekocht ein blaues Produkt lieferte, so durfte sie als Fumar-Protocetrarsäure angesprochen werden.

Lässt man die oben erwähnte Mutterlauge, aus der die genannte Säure ausgefallen war, allmählich eindunsten, so erhält man ein durch braune Schmieren verunreinigtes Kristallgemisch in kleiner Menge. Beim Auskochen desselben mit Benzol bleibt eine sehr geringe Quantität von Fumar-Protocetrarsäure zurück, die durch Abfiltrieren entfernt wird.

Aus dem stark eingeengten Filtrat fällt nach Zusatz von drei Volumen Alkohol Atranorsäure aus. In Lösung bleibt neben braungrünen Schmieren eine andere farblose kristallisierende Substanz, die ich ihrer sehr geringen Menge wegen nicht weiter berücksichtigen konnte.

Die Atranorsäure liess sich durch Überführung in Haematommsäure identifizieren.

Es kann somit als festgestellt gelten, dass die Flechte enthält:

Atranorsäure,
Fumar-Protocetrarsäure.

Von letzterer erhielt ich relativ viel, nämlich $1^3/_4$ pCt., von Atranorsäure nur etwa $^1/_3$ pCt.

14. C. fimbriata (L.) var. cornuto-radiata Coem. f. nemoxyna (Ach.), Wainio II, 295.

(Baeomyces nemoxynus Ach. Meth. Lich. [1803] p. 342.)

(Hierzu Taf. II, Fig. 1.)

Das von mir an einer Böschung des Dortmund-Ems-Kanals bei Münster gesammelte Material war durch Herrn SANDSTEDE bestimmt worden.

Da andere Varietäten der *C. fimbriata* Atranorsäure enthalten, so

prüfte ich auch vorliegende Form auf diesen Stoff, indem ich 33 *g* mit viel Äther auszog, das Lösungsmittel bis auf einen kleinen Rest abdestillierte und diesen auskristallisieren liess.

Es wurde hierbei zwar eine farblose Kristallmasse in geringer Menge erhalten, welche unter dem Mikroskop einheitlich erschien, sie hatte aber mit Atranorsäure durchaus nichts gemein, zeigte vielmehr folgende Eigenschaften:

Von anhängenden grünen Schmieren liess sie sich durch kaltes Benzol befreien, von anhängendem Wachs durch kleine Mengen von kaltem Aceton.

Aus Äther kristallisierte sie beim allmählichen Eindunsten in rosettenförmige Gruppen feiner Nädelchen, die unter dem Mikroskop als Prismen und schmale Blättchen erschienen. Sie schmolz bei 138—139° zur fast farblosen Flüssigkeit.

In Äther, Alkohol und Eisessig war sie schon in der Kälte leicht, in Chloroform und Aceton sogar sehr leicht, in kaltem Benzol dagegen schwer löslich, in warmem etwas besser.

Natronlauge löste ohne Gelbfärbung, desgleichen Sodalösung. In doppeltkohlensaurem Natron ist sie schwer löslich und wird aus dieser Lösung durch Salzsäure gefällt, konz. Schwefelsäure löst ohne Verfärbung. Chlorkalklösung färbt nicht rot.

Die alkoholische Lösung wird durch Eisenchloridspuren violett.

Dass es sich hierbei nicht etwa um Fimbriatsäure oder um Chlorophaeasäure handeln konnte, ging schon aus dem Schmelzpunkt hervor, der bei den eben genannten Säuren um 30 Grad höher liegt. Da ich die Substanz auch mit keiner anderen Flechtensäure identifizieren konnte, so will ich sie vorläufig als Nemoxynsäure bezeichnen.

Die bereits mit Äther ausgezogene Flechtenmasse wurde getrocknet und nunmehr mit Aceton ausgekocht. Da alle anderen bisher untersuchten Varietäten der *C. fimbriata* die stark bittere Fumar-Protocetrarsäure enthalten, so hoffte ich aus dem acetonischen Auszug der Flechte den gleichen Stoff zu gewinnen. Allein der durch Abdestillieren eingeengte und dann der Verdunstung überlassene Auszug gab überhaupt keine kristallisierende Substanz, sondern nur Wachs und etwas Chlorophyll.

Die Flechte enthält also merkwürdigerweise:

keine Fumar-Protocetrarsäure,
keine Atranorsäure,
Nemoxynsäure,

und weicht dadurch von allen anderen Varietäten der *C. fimbriata* ab.

15. C. gracilis (L.) var. chordalis (Flörke) Schaer.

Zur Untersuchung diente absolut reines Material, das Herr H. SANDSTEDE auf dem Kehnmoor in Oldenburg sammelte.

Engt man den acetonischen Auszug nach möglichster Befreiung von Wachs bis zur eben beginnenden Kristallisation durch Abdestillieren ein, und lässt im bedeckten Gefäss weiter auskristallisieren, so erhält man eine reichliche Masse feiner Nädelchen. Durch Absaugen an der Wasserluftpumpe und durch Nachwaschen mit kleinen Mengen kalten Acetons von der dunkel-grünbraunen Mutterlauge befreit, erscheint sie fast rein weiss und sieht unter dem Mikroskop völlig einheitlich aus.

Zur Reinigung erwies sich am geeignetsten Lösen der Kristallmasse in kochendem Aceton, 24stündiges Stehenlassen der Lösung in der Kälte, (wobei sich eventuell noch vorhandene kleine Wachsmengen abscheiden, die man abfiltriert), Einengen des Filtrats durch Abdestillieren bis auf die Hälfte, 24stündiges Stehenlassen in der Kälte im bedeckten Gefäss. Sollte sich hierbei noch etwas Wachs abscheiden, so filtriert man dies ab und engt nun das Filtrat durch Abdestillieren bis zur beginnenden Kristallisation ein, um in der Kälte vollständig auskristallisieren zu lassen. Die so gereinigte, von der Mutterlauge befreite Kristallmasse erwies sich durch stark bitteren Geschmack, durch die Löslichkeitsverhältnisse, die Unfähigkeit zu schmelzen (sie verkohlt über 260° hinaus) die Bildung eines aus relativ grossen Fumarsäure - Kriställchen bestehenden Sublimats im oberen Teile des Schmelzröhrchens und die Fähigkeit beim Kochen mit salzsaurem Alkohol ein blaues Produkt zu liefern bestimmt als Fumar - Protocetrarsäure.

Was nun die dunkel-grünbraune acetonische Mutterlauge betrifft, so liess ich diese allmählich eindunsten bis zur Trockne. Man erhält hierbei eine kristallinische Masse, die durch dunkelbraune Schmieren stark verunreinigt ist. Bei Behandlung dieser Masse mit kochendem Benzol geht ein kleiner Teil nebst den Schmieren in Lösung, während die Hauptmenge als sehr schwer löslich zurückbleibt und abfiltriert werden kann. Das Filtrat gab beim allmählichen Eindunsten nichts Kristallisierendes. Ich sah mich daher in der Erwartung, wenigstens Atranorsäure vorzufinden, getäuscht.

Der in Benzol unlösliche Teil sah unter dem Mikroskop einheitlich aus, schmeckte bitter, schmolz nicht, sondern verkohlte bei etwa 265° und gab beim weiteren Erhitzen über 270° hinaus ein Sublimat von Fumarsäure-Kristallen, war also hiernach ebenfalls als Fumar - Protocetrarsäure anzusprechen.

Auf der Gegenwart dieser stark bitteren Säure beruht sowohl der bittere Geschmack der Flechte, als auch ihre Eigenschaft, mit

Kalilauge mehr oder minder ausgesprochen gelb zu werden. Der Gehalt an Fumar-Protocetrarsäure betrug $^3/_4$ pCt.

Ich habe vorstehende Flechte schon früher in Materialien untersucht, welche mir Herr Professor Dr. Glück aus der Umgegend von Erlangen sandte. Auch in diesen Materialien konnte ich Fumar-Protocetrarsäure nachweisen (Annalen d. Chem. Bd. 352., S. 39).

16. C. gracilis (L.) var. elongata (Jacq.) Wainio.

Monogr. Cladon. II, 116 (= *Capitularia gracilis γ macroceras* Floerke, *Cenomyce ecmocyna γ macroceras* Ach.)

Diese alpine und arktische Flechte stellt gewissermassen eine robuste *Cl. gracilis* var. *chordalis* dar. In chemischer Beziehung ist von ihr nur soviel bekannt, dass die Lagerstiele gegen die Spitze hin, oder in Jugendstadien, durch Kalilauge schwächer oder stärker gelb werden und nach darauf folgender Anwendung von Chlorkalklösung sich etwas röten oder bräunen, mit Chlorkalk allein aber keine Reaktion geben (Wainio).

Das zunächst benutzte Material stellte einen grossen einheitlichen Rasen dar, den ich einem modernden Fichtenstumpf bei Paneveggio (Südtirol) in einer Höhe von 1650 *m* entnommen hatte. Ich überzeugte mich durch Auseinanderbreiten der Lagerstiele, dass von irgend welcher anderen Flechte zwischen ihnen nichts gewachsen war.

Zieht man die Flechte zunächst mit kochendem Äther aus und destilliert das Lösungsmittel bis auf einen kleinen Rest ab, so kristallisieren zwei Substanzen aus, die eine in derben farblosen Prismen, die andere, in nur kleiner Menge erhaltene, in winzigen Aggregaten mikroskopisch feiner Nädelchen.

Zur Trennung eignet sich kaltes Chloroform, das die derben Prismen in Lösung bringt, die andere Substanz ungelöst lässt. Man trennt beide durch Filtration.

Wird das chloroformische Filtrat stark eingeengt und mit dem dreifachen Volum Alkohol versetzt, so fällt Atranorsäure aus. Ihre Identifizierung geschah durch Überführung in Haematommsäure vom Schmelzpunkt 113°.

Die andere Substanz erwies sich als identisch mit der sogleich zu erwähnenden Fumar-Protocetrarsäure.

Nachdem die mit Äther ausgezogene Flechtenmasse getrocknet war, kochte ich sie mit Aceton aus. Beim Erkalten des auf die Hälfte abdestillierten Auszugs fiel Wachs aus, das abfiltriert wurde. Hierauf destillierte ich bis zur beginnenden Kristallisation ab. Beim Erkalten kristallisierte mässig reichlich Fumar-Protocetrarsäure

aus. Nach Absaugen der braunen Mutterlauge und Abspülen mit Aceton kristallisierte ich aus kochendem Aceton um; vorher hatte ich die obige kleine Menge der Säure aus Äther mit der aus Aceton erhaltenen vereinigt.

Die Identifizierung der Fumar-Protocetrarsäure geschah durch alle die in der „Vorbemerkung" angegebenen Eigenschaften.

Es kann mithin als feststehend gelten, dass die Flechte Atranorsäure und Fumar-Protocetrarsäure erzeugt. Von letzterer erhielt ich 0,8 pCt., von ersterer nur 0,3 pCt.

Das andere ebenfalls absolut reine Material stammte nicht von faulenden Holzstümpfen, sondern von Erde und war von mir am Arlberg in Nordtirol in einer Höhe von 1300 *m* gesammelt.

Es wurde mit heissem Aceton erschöpft. Beim Abdestillieren bis auf einen nicht zu kleinen Rest und Stehenlassen im bedeckten Gefäss kristallisierte Fumar-Protocetrarsäure aus, die abfiltriert wurde. Aus der dunkelbraunen Mutterlauge erhielt ich beim allmählichen Eindunsten wiederum Atranorsäure nebst Fumar-Protocetrarsäure. *C. gracilis* var. *elongata* hat also mit *C. gracilis* var. *chordalis* die Erzeugung von Fumar-Protocetrarsäure gemein, unterscheidet sich aber von letzterer Flechte durch die Produktion von Atranorsäure.

17. C. cornuta (L.) Schaer. Wainio, Monogr. II, 127.

Von Herrn SANDSTEDE im Kehnmoor in Oldenburg gesammelt in schönster Entwicklung und durchaus reiner Form.

WAINIO machte die Beobachtung, dass jüngere Teile der Flechte mit Kalilauge gelb werden. Worauf diese Erscheinung beruht, ist aber bis jetzt unbekannt geblieben. Die Vermutung, die ich anfänglich hegte, dass Atranorsäure im Spiele sei, die sich ja mit Kalilauge intensiv gelb färbt, sollte sich nicht bestätigen, denn der ätherische Auszug des Flechtenpulvers lieferte beim Abdestillieren auch nicht einen einzigen Kristall dieser Flechtensäure, wohl aber einen anderen kristallisierenden Stoff in sehr geringer Menge. Mehr erhält man hiervon beim Auskochen der Materialien mit Aceton.

Der von Wachs möglichst befreite Auszug wird am besten auf ein kleines Volum abdestilliert und dieses auskristallisieren gelassen. Auf dem Absaugefilter von der grünbräunlichen Mutterlauge befreit und mit einigen Tropfen kalten Acetons gewaschen, sieht die Kristallmasse bereits weiss aus. Durch Auskochen mit Benzol, worin sie kaum löslich ist, und schliesslich durch Umkristallisieren aus Aceton gereinigt, zeigte sie die Eigenschaften, an denen man Fumar-Protocetrarsäure erkennt: starke Bitterkeit, Verkohlen über 260° hinaus,

Bildung eines Sublimats von Fumarsäure im Schmelzröhrchen und eines blauen Stoffes beim anhaltenden Kochen mit salzsaurem Alkohol.

Andere kristallisierende Stoffe habe ich aus der Mutterlauge nicht erhalten, nur noch etwas Fumar-Protocetrarsäure. Aus 25 *g* der Flechte erhielt ich etwas über 0,2 *g* also gegen 1 pCt. Die Kali-Gelbfärbung der Podetienenden beruht auf Gegenwart dieses Stoffes.

18. C. chlorophaea (Flörke) Zopf.

(Taf. III, Fig. 2.)

(*C. pyxidata* var. *chlorophaea* Flörke Clad. Comm. p. 70, *C. pyxidata* (L.) Fr. *β chlorophaea* Flörke in Wainio Monogr. Clad. II, 232.)

Von H. Sandstede in einem Tannenkamp bei Rostrup unweit Zwischenahn in Oldenburg in reinster Form gesammelt.

Ich prüfte zunächst auf Atranorsäure, indem ich den ätherischen Auszug einer Probe bis auf ein kleines Volum abdestillierte und diesen Rest allmählich auskristallisieren liess. Hierbei müsste etwa vorhandene Atranorsäure in den bekannten charakteristischen farblosen Prismen erhalten werden. Es war indessen auch nicht ein einziger Kristall dieser Substanz zugegen.

Der acetonische Auszug, den ich möglichst von Wachs zu befreien suchte, lieferte beim Abdestillieren ein durch braune Schmieren verunreinigtes Gemisch von Fumar-Protocetrarsäure und Chlorophaeasäure. Zur Trennung derselben eignete sich am besten heisses Benzol, welches die Chlorophaeasäure nebst den Schmieren leicht löst, die Fumar-Protocetrarsäure aber ungelöst lässt.

Aus dem heissen benzolischen Filtrat fällt beim Erkalten event. noch etwas Wachs aus, das man abfiltriert. Nach Einengen der Lösung scheidet sich die Chlorophaeasäure teils an der Oberfläche als dünner Kristallkuchen ab, teils fällt sie nieder.

Nach Absaugen der dunkelbraunen Mutterlauge reinigt man die Säure durch Auflösen in 60prozentigem Alkohol, dem bis zur beginnenden Trübung Wasser zugefügt wurde, worauf die Säure auskristallisierte. Die weitere Reinigung geschah durch Umkristallisieren aus möglichst kleiner Menge kochenden Benzols. Der Schmelzpunkt, der anfänglich 167—168° betrug, wurde dabei auf 169° gebracht, bei welcher Temperatur die Säure unter Gasentwicklung zur braunen Flüssigkeit schmolz.

In kaltem Äther, Alkohol und Eisessig ist sie leicht, in kaltem Benzol sehr schwer, in heissem ziemlich gut löslich.

Die alkoholische Lösung rötet Lakmuspapier und wird durch Eisenchloridspuren violett.

Konzentrierte Schwefelsäure löst mit rötlich-bräunlicher, beim Erwärmen dunkelrotbraun bis sepiabraun werdender, verdünnte Kalilauge mit gelblicher, beim Erwärmen dunkelgelber Farbe. Nach Zusatz eines Tropfens Chloroform zu dieser Lösung trat keine grüne Fluoreszenz auf. In Ammoniak ist die Säure mit gelber Farbe löslich, in doppeltkohlensaurem Kali löst sie sich ohne Gelbfärbung und wird aus dieser Lösung durch Salzsäure gefällt.

Mit Baryumsuperoxydhydrat nimmt sie rötlich-bräunliche Färbung an, man erhält aber auch nach mehreren Tagen keine rote Lösung. Chlorkalklösung färbt weder rot noch gelb.

Bei sehr langsamem Auskrystallisieren aus Benzol entstehen mikroskopisch kleine, sehr schmale, dünne Blättchen, bei langsamem Kristallisieren aus Äther erhält man feine Prismen oder Nädelchen, die zu Rosetten angeordnet sind.

Zu Analysen reichte leider das Material nicht aus.

Die durch Umkristallisieren aus Aceton gereinigte Fumar-Protocetrarsäure identifizierte ich nach den oben angegebenen ersten fünf Eigenschaften.

Es kann mithin als sicher gelten, dass *C. chlorophaea* (Flörke) Fumar-Protocetrarsäure und Chlorophaeasäure erzeugt, aber keine Atranorsäure.

19. C. pyxidata (L.) Fr. var. neglecta (Flörk) Mass. Wainio II, 226.

O. HESSE (Journ. f. prakt. Chem. [2], Bd. 57, S. 274) glaubte, in *C. pyxidata* (L.) Psoromsäure (Parellsäure) gefunden zu haben, unterliess aber, diesen Befund irgendwie zu begründen. Indem er den ätherischen Auszug der Flechte mit wässerigem Kaliumbikarbonat wusch und die Waschflüssigkeit mit Salzsäure fällte, erhielt er jene Säure in relativ nicht unbedeutender Menge.

Durch meine eigenen Untersuchungen an Materialien, die ich auf kalkhaltigem Boden bei Kissingen in Bayern sammelte und die mit WAINIO's Beschreibung genau übereinstimmten, konnte das HESSE'sche Ergebnis nicht bestätigt werden. Zwar ist in der Flechte ein Bitterstoff vorhanden; er stellt aber nicht Psoromsäure, sondern Fumar-Protocetrarsäure dar.

Man gewinnt sie vollständig durch Erschöpfung des Pulvers mit kochendem Aceton. Wird der Auszug, nach vorheriger Befreiung von Wachs, abdestilliert, so kristallisiert die Säure relativ reichlich aus. Durch Umkristallisieren aus möglichst kleiner Menge heissen

Acetons gereinigt, stellt sie eine farblose Masse feinster Nädelchen dar. Zur Identifizierung dienten die ersten fünf oben angegebenen Eigenschaften.

Bei der HESSE'schen Darstellungsweise ist die Säure überhaupt nicht aus der Flechte zu erhalten, weil sie bei der Verwendung von überschüssigem Alkali sofort in Fumarsäure und Protocetrarsäure gespalten wird. In Wirklichkeit erhielt also HESSE nicht Psoromsäure, sondern Protocetrarsäure, die er ohne Weiteres als Psoromsäure ansprach, anstatt sie erst näher zu untersuchen.

Meine Versuche, aus der braunen Mutterlauge noch andere kristallisierende Substanzen zu erhalten, ergaben ein negatives Resultat.

Von Fumar-Protocetrarsäure erhielt ich 0,7 pCt. Doch dürfte der Gehalt etwas mehr, vielleicht 1 pCt. betragen, weil die Flechte sich von Boden- und Moosteilen nicht vollständig befreien liess.

Ganz das gleiche Resultat lieferte eine Untersuchung, die sich auf Material bezog, welches von mir bei St. Anton am Arlberg gesammelt war.

20. C. pyxidata (L.) Fr. f. cerina Arnold.

Von mir an derselben Lokalität aufgenommen (bei Paneveggio in Südtirol), von der ARNOLD die Flechte für REHM, Clad. exs. Nr. 360 sammelte. Die Apothecien sind, wie bei den REHM'schen Exemplaren, wachsgelb, die Lagerstiele tragen ebenfalls Schuppen.

Um zunächst zu sehen, ob die Flechte Atranorsäure enthalte, zog ich eine Anzahl Thalli mit ihren Podetien mit Äther aus und liess den Auszug allmählich eindunsten. Es war jedoch kein einziger Kristall der Säure zu erhalten.

Der acetonische, von Wachs möglichst befreite Auszug liess beim Abdestillieren bis auf einen sehr kleinen Rest eine feine weissliche Kristallmasse ausfallen, die nach erfolgter Reinigung durch Umkristallisieren aus kochendem Aceton alle oben angeführten Eigenschaften der Fumar-Protocetrarsäure zeigte.

In dem Mangel an Atranorsäure und der Produktion von Fumar-Protocetrarsäure stimmt die Flechte mit *C. pyxidata* var. *neglecta* (Flörke) überein.

21. C. verticillata (Hoffm.).

(= *Cladonia verticillata* var. *evoluta* Th. Fr.; WAINIO II, 177).

Von Herrn H. SANDSTEDE auf dem Kehnmoor in Oldenburg als einheitlicher grosser Rasen gesammelt.

Auf Flechtensäuren ist diese Spezies bisher noch nicht geprüft worden. Der schwach bittere Geschmack, den sie beim anhaltenden Kauen zeigt, deutet auf Gegenwart eines Bitterstoffes.

Ich untersuchte zunächst den ätherischen Auszug einer Probe auf Atranorsäure, konnte aber nur die völlige Abwesenheit dieses Stoffes konstatieren.

Die Extraktion grösserer Flechtenmengen geschah mit heissem Aceton. Der durch Abdestillieren eingeengte Auszug lässt beim Erkalten Wachs ausfallen, das man abfiltriert. Hierauf engt man stärker ein und lässt vollständig eindunsten.

Es resultiert eine mässig reichliche Kristallmasse, die auf dem Absaugefilter wiederholt mit kleinen Mengen kalten Acetons gewaschen und hierdurch von den braungrünen Schmieren befreit, bereits weisslich aussieht. Durch Umkristallisieren aus heissem Aceton gereinigt erwies sie sich als Fumar-Protocetrarsäure. Die Identifizierung bewirkte ich durch die oben unter Nr. 1—5 angeführten Eigenschaften.

Der Gehalt der lufttrockenen Flechte an dieser Säure betrug 1 pCt. Auf ihrer Gegenwart beruht der bittere Geschmack der Podetien.

In den Mutterlaugen irgend einen anderen farblosen kristallisierenden Stoff aufzufinden, war nicht möglich. Auch von dem roten bis rotbraunen amorphen Cervicornin, das in den Apothecien von *Cladonia verticillata* var. *subcervicornis* Wainio enthalten ist,[1]) liess sich nichts nachweisen, vielleicht nur aus dem Grunde, weil die Apothecien an der in der Überschrift genannten Flechte nur sehr spärlich zur Entwicklung gekommen waren.

22. C. verticillata Hoffm. var. cervicornis (Ach.) Flörke, Wainio II, 187.

(*C. cladomorpha* var. *sobolifera* Del.)

Schönes fruktifizierendes Material in reinster Form sandte Herr SANDSTEDE vom Ostermoor in Oldenburg.

Der rotbraun gefärbte acetonische Auszug liess beim Erkalten Wachs in besonders reichlicher Menge ausfallen. Nach Abfiltrieren desselben wurde die Lösung durch Abdestillieren stark eingeengt bis zum Beginn der Kristallisation, worauf sie zu einem förmlichen Kristallbrei erstarrte.

Durch Absaugen der dunkelbraunen Mutterlauge und Nach-

1) Man vergleiche die weiter unten für *C. subcervicornis* (Wainio) angeführten Resultate.

waschen mit kleinen Mengen Acetons wurde die Kristallmasse fast rein weiss. Unter dem Mikroskop erschien sie einheitlich. Die Reinigung bewirkte ich durch Umkristallisieren aus Aceton. Da die Substanz im Schmelzröhrchen bei 260—265° verkohlte und im oberen Teile des Röhrchens ein Sublimat von grossen Fumarsäure-Prismen gab, so schien Fumar-Protocetrarsäure vorzuliegen. Bei weiterer Prüfung liessen sich in der Tat alle die oben dargelegten Eigenschaften dieser Säure nachweisen, so dass die Identifizierung ganz sicher erscheint.

Lässt man die dunkelbraune Mutterlauge allmählich eindunsten, so erhält man einen braunen Rückstand. Um zu sehen, ob er etwa Atranorsäure enthalte, kochte ich ihn mit Benzol aus, das ja diesen Stoff löst. Hierbei blieb eine kleine Quantität Fumar-Protocetrarsäure und ein amorpher rostbrauner Körper zurück, die abfiltriert wurden. Ich engte nun das benzolische Filtrat sehr stark ein. Ein hierbei in kleiner Menge ausfallender brauner Körper nebst etwas Wachs wurde abfiltriert. Aus dem noch weiter eingeengten Filtrat liess sich indessen keine Spur von Atranorsäure gewinnen. Auch von irgend welcher anderen farblosen Flechtensäure wurde aus der Lösung nichts erhalten, dagegen verblieb beim Eindunsten eine braune amorphe Substanz, die durch Wachs etwas verunreinigt war.

Von kristallisierenden Flechtensäuren enthält also vorliegende Flechte nur Fumar-Protocetrarsäure, und zwar zu etwa $^3/_4$ pCt.

Was nun die genannte rostbraune amorphe Substanz anbetrifft, die ich als Cervicornsäure bezeichnen will, so befreite ich sie von Fumar-Protocetrarsäure, indem ich das Gemisch in kleiner Menge von heissem Eisessig löste und erkalten liess. Hierbei fällt die Cervicornsäure aus, während die vorhandenen kleinen Mengen von Fumar-Protocetrarsäure in Lösung bleiben. Durch Abfiltrieren werden beide getrennt. Die Cervicornsäure ist in heissem Wasser und kochendem Benzol unlöslich, in heissem absoluten Alkohol schwer löslich, in heissem Aceton ein wenig besser, in heissem Eisessig noch etwas besser löslich, mit intensiv gelber bis gelbroter Farbe.

Wässeriges doppeltkohlensaures Natron löst mit gelber Farbe. Aus dieser Lösung wird die Säure durch Salzsäure gefällt. Mit Natronlauge erhält man eine gelbbraune Lösung, mit konzentrierter Schwefelsäure eine rotbraune. Durch diese Farbreaktion unterscheidet sich die Cervicornsäure von dem Cervicornin, das beim Lösen in konzentrierter Schwefelsäure blau wird.

23. C. verticillata Hoffm. var. cervicornis (Ach.) Flörke f. phyllophora (Flörke) Sandstede.

Einen grossen reinen fruktifizierenden Rasen sandte Herr SANDSTEDE vom Ostermoor in Oldenburg. Die Flechte unterscheidet sich von der vorhergehenden nur dadurch, dass die Podetien mit Blättchen mehr oder minder reich besetzt erscheinen.

Ich zog die Flechte zunächst mit Äther aus, destillierte bis auf eine kleine Menge ab und liess auskristallisieren. Ich habe in dem Rückstande wiederum keine Spur von Atranorsäure vorgefunden, sondern nur etwas Fumar-Protocetrarsäure. Letztere erhielt ich reichlicher durch darauf folgendes Auskochen der Flechte mit Aceton. Auch aus diesem Auszuge schieden sich, nach vorherigem Einengen durch Abdestillieren, auffällig reichliche Mengen von Wachs ab.

Das Filtrat liess nach noch weiterem starken Einengen die Fumar-Protocetrarsäure als feine weissliche Nadelmasse ausfallen. Nach vorheriger Reinigung durch Umkristallisieren aus kochendem Aceton konnte ich alle die für die genannte Säure oben angegebenen Merkmale feststellen. Aus der Mutterlauge war keine sonstige kristallisierende Substanz zu erhalten.

24. C. verticillata Hoffm. var. subcervicornis Wainio.

Das in den Ötzthaler Alpen bei Aschbach unweit Sölden in einer Höhe von 1150 *m* von mir gesammelte Material ergab, wie ich in LIEBIG's Annalen der Chemie, Bd. 352, S. 36—37, darlegte, in den Podetien einen Gehalt von 1 pCt. Fumar-Protocetrarsäure und etwas Atranorsäure; in den Schlauchfrüchten fand sich ein rotbrauner amorpher Farbstoff, das Cervicornin.

Die Flechte weicht also von den vorhergehenden Varietäten der *C. verticillata* Hoffm. ab durch ihren Gehalt an Atranorsäure und an Cervicornin.

25. C. pityrea (Flörke) var. Zwacklii Wainio.

Von Herrn SANDSTEDE auf dem Kehnmoor in Oldenburg gesammelt und als Form *scyphifera* (Del.), WAINIO Monogr. II, 354, bestimmt, speziell als f. *crassiuscula* (Coem.) Wainio.

Auskochen mit Aceton lieferte einen bräunlich-grünen Auszug, der nach möglichster Befreiung von Wachs und nach Abdestillieren bis auf einen kleinen Rest eine relativ reichliche farblose Masse

feinster Nädelchen von bitterem Geschmack lieferte. Sie wurde durch Lösen in Aceton, Einengen der Lösung und Auskristallisierenlassen gereinigt und zeigte die oben unter 1—5 angeführten Eigenschaften der Fumar-Protocetrarsäure.

Die braune Mutterlauge gab beim allmählichen Eindunsten noch kleine Mengen der genannten Säure und von Wachs, aber nichts von anderen Flechtensäuren.

Aus 85 *g* des lufttrockenen Materials erhielt ich 1 *g* Fumar-Protocetrarsäure, also $1^1/_5$ pCt.

26. C. pityrea (Flörke) var. cladomorpha Flörke, Wainio II, 355.

Von mir bei Daun in der Eifel gesammelt und von Herrn SANDSTEDE bestimmt.

Die Untersuchung des acetonischen Auszugs ergab, wie ich bereits in LIEBIG's Annalen, Bd. 352, S. 31, ausführte, ausschliesslich Fumar-Protocetrarsäure.

27. C. degenerans (Flörke) Sprengel.

Von mir im Verwallthale bei St. Anton am Arlberg gesammelt und von Herrn SANDSTEDE als f. *haplotea* (Ach.) Nyl. bestimmt.

Da die Flechte nach WAINIO in die Verwandtschaft der vorausgehenden Arten gehört, so hoffte ich bestimmt, in dem zuvor durch Wachs möglichst befreiten acetonischen Auszug beim Einengen desselben Fumar-Protocetrarsäure zu erhalten, allein der farblose kristallisierende Körper, den ich hierbei in sehr geringer Menge gewann, schmeckte weder bitter, noch zeigte er die Löslichkeitsverhältnisse jener Säure. Auch um Atranorsäure konnte es sich nicht handeln, denn die Substanz löste sich in wässerigem doppeltkohlensauren Natron und liess sich aus dieser Lösung durch Salzsäure ausfällen. Nimmt man die Fällung mit Äther auf, so gibt dieser beim Verdunsten mikroskopisch feine Nädelchen. Es kann sich also auch nicht um Sqamatsäure handeln. Die weitere Prüfung des Körpers, den ich nur in sehr geringer Menge darstellen konnte, weil ich nur wenig von der Flechte zur Verfügung hatte, muss ich mir für die Zukunft vorbehalten. Er stellt nach dem Gesagten eine echte Säure dar.

28. C. alpicola (Flot.) Wainio II, 58, var. macrophylla (Schaer.) Wainio II, 60.

Zur Untersuchung benutzte ich Doubletten von Nr. 579b und c der ARNOLD'schen Exsiccaten, in denen die Flechte unter *Cladonia decorticata* (Fl.) var. *macrophylla* (Schaer.) herausgegeben ist, von ARNOLD bei Kühthei in Tirol auf Gneiss bei 2200 *m* gesammelt.

Der acetonische Auszug liess nach starkem Einengen reichlich einen farblosen Körper in Büscheln feiner Nädelchen ausfallen. Durch Auskochen mit reichlicher Menge von Benzol von anhängenden grünlichen Schmieren und Wachs befreit, schmolzen sie bei etwa 264° unter Gasentwicklung zur braunen Flüssigkeit. Im oberen Teile des Schmelzröhrchens war kein Sublimat zu sehen. Die Substanz schmeckte deutlich bitter. In kaltem Äther schwer, in heissem ein wenig besser, in heissem Benzol sehr schwer, in heissem Alkohol und namentlich in kochendem Aceton ziemlich reichlich löslich.

Doppeltkohlensaures Kali löst leicht und ohne Gelbfärbung. Die alkoholische Lösung rötet Lakmuspapier und wird durch Spuren von Eisenchlorid rot.

Kalilauge löst mit gelber Farbe, Barytwasser färbt gelb und löst kaum. Konzentrierte Schwefelsäure löst mit gelber, bald dunkler werdenden Farbe. Beim Kochen mit salzsaurem Alkohol entsteht ein rotbrauner Farbstoff.

In allen diesen Eigenschaften stimmt die Substanz mit Psoromsäure überein.

Bevor ich die Flechte mit Aceton extrahierte, zog ich sie mit kaltem Äther aus und liess die Lösung allmählich eindunsten, um eventuell die charakteristischen Kristalle von Atranorsäure zu bekommen. Das Resultat war aber ein negatives. Von Psoromsäure enthält die Flechte etwa 2 pCt.

29. C. furcata (Huds.) var. racemosa (Hoffm.) Flörke, Wainio I, 323.

Die von mir an einem Waldwege bei Kissingen in Bayern gesammelten weisslichen schuppenlosen Materialien entsprachen genau der sterilen *furcato-subulata* (Hoffm.), WAINIO I, 327; doch waren auch ein paar apothecientragende Exemplare darunter.

Der zuvor von Wachs möglichst befreite rein grüne acetonische Auszug gab beim Abdestillieren eine durch Chlorophyll und Wachs verunreinigte farblose Kristallmasse. Von Chlorophyll wurde sie auf dem Absaugefilter durch Waschen mit kleinen Mengen kalten Acetons befreit, von Wachs durch Umkristallisieren aus möglichst

kleiner Menge kochenden Acetons. Beim Erkalten der Lösung fällt das Wachs aus und kann abfiltriert werden. Nach starkem Einengen des Filtrats bis auf einen kleinen Rest kristallisierte ein stark bitterer Körper, aus der sich als Fumar-Protocetrarsäure erwies, und zwar identifizierte ich ihn durch die oben unter Nr. 1 bis 5 angegebenen Merkmale.

Aus der grünbraunen acetonischen Mutterlauge und den mit ihr vereinigten acetonischen Waschflüssigkeiten lassen sich beim allmählichen Eindunsten neben Resten von Fumar-Protocetrarsäure kleine Mengen von Atranorsäure erhalten. Behandelt man das Gemisch mit warmem Äther, so bleibt die Fumar-Protocetrarsäure als sehr schwer löslich zurück, während die Atranorsäure nebst den Schmieren in Lösung geht und beim Abdunsten des Äthers in den bekannten derben Prismenformen auskristallisiert. Die Schmieren entfernt man durch Waschen mit heissem, schwachen Alkohol, der die Atranorsäure ungelöst lässt. Die Identifizierung dieser Substanz geschah durch Überführung in das charakteristische zitronengelbe Barytsalz.

Im Vergleich zur Fumar-Protocetrarsäure, von der ich aus der lufttrockenen Flechte $1^1/_2$ pCt. erhielt, war Atranorsäure nur in geringer, jedenfalls 2 pM. nicht überschreitender Menge vorhanden.

O. Hesse (Journ. für prakt. Chem. [2], Bd. 70, S. 454) gewann aus *C. furcata* var. *racemosa* eine farblose Säure in der Weise, dass er den ätherischen Auszug mit wässerigem Kaliumbikarbonat wusch und die Waschflüssigkeit mit Salzsäure ausfällte. Hierbei konnte er selbstverständlich keine Fumar-Protocetrarsäure erhalten, denn diese zersetzt sich bei der genannten Behandlung in Fumarsäure und Protocetrarsäure. Offenbar erhielt Hesse die letztere. Er gibt aber über die Natur seines Stoffes überhaupt nichts an, weil er nur sehr geringe Mengen zur Verfügung hatte. Auch Atranorsäure hat er bei seiner flüchtigen Untersuchung übersehen.

30. C. furcata (Huds.) var. pinnata (Flörke), Wainio I, 332.

Ich habe diese stark schuppige, bis 1 *dcm* hohe, hellgraugrüne, reichlich in Apothecien fruktifizierende Varietät auf Porphyrblöcken in Südtirol bei Paneveggio in einer Höhe von etwa 1650 *m* gesammelt. Sie stimmte genau mit Wainio's Beschreibung überein und entsprach der Form *truncata* Flörke.

Der ebenfalls rein grüne acetonische Auszug, der beim Erkalten Wachs ausfallen liess, gab, nach Abfiltrieren des letzteren, beim Abdestillieren bis auf einen geringen Rest und vollständigem Aus-

kristallisieren eine weissliche bittere Kristallmasse, die nichts anderes als Fumar-Protocetrarsäure darstellte. Durch Umkristallisieren aus Aceton gereinigt, zeigte sie die oben angegebenen ersten fünf wichtigen Eigenschaften.

Der Gehalt der lufttrockenen Flechte an Fumar-Protocetrarsäure betrug etwa $1^1/_2$ pCt.

Aus der Mutterlauge und den Waschflüssigkeiten der genannten Säure erhielt ich auf dem bei *C. furcata* var. *racemosa* angegebenen Wege eine kleine Quantität von Atranorsäure.

Die Varietäten *racemosa* (Hoffm.) und *pinnata* (Flörke) kommen also in der Erzeugung von nicht ganz unbeträchtlichen Fumar-Protocetrarsäure-Mengen und nur kleinen Atranorsäure-Quantitäten überein.

31. C. rangiformis Hoffm.

Schon PATERNÒ (Gazetta chimica, Jahrg. 12, S. 256—259) wies einen relativ reichlichen Gehalt von Atranorsäure und Rangiformsäure in der Flechte nach, und HESSE (Journ. für prakt. Chemie [2], Bd. 57, S. 275) konnte diese Befunde lediglich bestätigen. Ich selbst hatte bereits vorher (Annalen der Chemie, Bd. 288, S. 63) ebenfalls Atranorsäure vorgefunden.

Var. *pungens* (Ach.) Wainio.

Von Herrn SANDSTEDE als grosser einheitlicher Rasen auf einem Walle am Kehnmoor in Oldenburg gesammelt. Die Flechte repräsentiert, wie er mir schrieb, eine durch Zartheit ausgezeichnete Form.

Beim Auskochen mit Aceton erhält man einen grünbräunlichen Auszug, der beim Erkalten wenig Wachs ausfallen lässt, das abfiltriert wird. Engt man das Filtrat durch Abdestillieren bis auf einen geringen Rest ein und lässt erkalten, so kristallisiert mässig reichlich ein Körper aus, der auf dem Absaugefilter gesammelt und mit kaltem Aceton gewaschen ziemlich rein weiss erscheint und unter dem Mikroskop einheitlich aussieht (I).

Beim Eindunsten der Mutterlauge entsteht ein dünner Kristallkuchen, der unter dem Mikroskop aus farblosen sphaerokristallartigen Bildungen zusammengesetzt erscheint und durch Wachs sowie braunes Harz verunreinigt ist (II).

Anteil I erwies sich als Atranorsäure. Nachdem sie durch Lösen in heissem Benzol, Einengen der Lösung und Ausfällen mit Alkohol gereinigt war, konnte ich sie durch Erhitzen mit Alkohol im geschlossenen Rohr in Haematommsäure überführen, wodurch sie sicher identifiziert wurde.

Anteil II liess sich von Wachs durch Lösen in kaltem Äther befreien, wobei das Wachs zurückblieb. Der Verdunstungsrückstand der ätherischen Lösung wird zur Wegschaffung von bräunlichen Schmieren mit kaltem Benzol gewaschen, wobei der Körper in Form von winzigen Sphaerokriställchen verbleibt. In Äther und absolutem Alkohol ist die Substanz leicht, in kaltem Benzol schwer, in heissem leicht, in doppeltkohlensaurem Natron leicht und unter Gasentwicklung löslich, in Barytwasser unlöslich. Von Rangiformsäure weicht er schon durch die Kristallform ab. Der geringen Menge wegen musste ich von einer weiteren Untersuchung Abstand nehmen.

32. C. foliacea (Huds.) Schaer. var. alcicornis (Lightf.) Schaer.

Die Flechte ist bereits von O. HESSE (Journ. für prakt. Chem. [2], Bd. 65, S. 551) untersucht worden. Er fand „als einzigen Bestandteil“ Usninsäure.

Bei meiner eigenen Untersuchung, die sich auf ein völlig reines, von Herrn SANDSTEDE auf der Nordseeinsel Langeoog gesammeltes Material bezog, ergab sich indessen, dass ausser Usninsäure noch Fumar-Protocetrarsäure vorhanden ist.

Dass HESSE nichts von letzterer erhielt, erklärt sich daraus, dass er als Auszugsmittel Äther verwandte, in welchem Fumar-Protocetrarsäure sehr schwer löslich ist.

Ich selbst kochte die Flechte mit Aceton aus, das sowohl Usninsäure als auch Fumar-Protocetrarsäure aus den Materialien leicht aufnimmt. Die durch Abdestillieren eingeengten Auszüge liessen beim Erkalten Wachs ausfallen, das abfiltriert wurde. Beim Abdestillieren des Filtrats bis auf einen kleinen Rest und allmählichem Auskristallisieren wurden beide Substanzen in nicht gerade reichlicher Menge erhalten. Ihre Trennung liess sich durch kochendes Benzol bewerkstelligen, das die Usninsäure leicht aufnimmt, die Fumar-Protocetrarsäure zurücklässt. Aus der stark eingeengten benzolischen Lösung fiel die Usninsäure auf Zusatz von 2 Vol. Alkohol aus. Sie schmolz bei 196° und erwies sich, was HESSE nicht feststellte, als linksdrehend.

$$[a]_D^{20^\circ} = -494^\circ$$

Die Fumar-Protocetrarsäure, durch Umkristallisieren aus heissem Aceton gereinigt, wurde nach den oben angegebenen Eigenschaften identifiziert.

Von Usninsäure erhielt ich $^1/_2$ pCt., von Fumar-Protocetrarsäure $^1/_3$ pCt. Da aber die Flechte nicht von anhängendem Sand befreit werden konnte, so sind diese Werte etwas zu niedrig.

33. C. foliacea (Huds.) Schaer. var. convoluta (Lam.), Wainio II, 394.
(*Cladonia endiviaefolia* Fr. Lich. eur. ref. S. 212.)

Von Herrn Dr. W. HENNEBERG (Berlin) auf Capri gesammelt und mit WAINIO's Beschreibung völlig übereinstimmend.

Der acetonische Auszug wurde nach Befreiung von Wachs bis auf ein kleines Volum abdestilliert und diese Lösung 24 Stunden in bedeckter Kristallisierschale stehen gelassen. Es fiel hierbei eine relativ reichliche Kristallmasse aus, die auf dem Absaugefilter von der braunen Mutterlauge befreit und mit kleinen Mengen kalten Acetons gewaschen unter dem Mikroskop gelbe derbe Kristalle und feinste farblose Nädelchen zeigte.

Beim Auskochen dieses Gemisches mit Benzol ging der gelbe Körper in Lösung und konnte durch Zusatz von 2 Vol. Alkohol ausgefällt werden, der weisse blieb als sehr schwer löslich zurück.

Letzterer, durch Umkristallisieren aus Aceton gereinigt, erwies sich als Fumar-Protocetrarsäure, und zwar geschah die Identifizierung wiederum nach den oben angeführten Merkmalen.

Die gelbe Substanz stellte Usninsäure dar. Durch Lösen in kochendem Benzol und Ausfällen der eingeengten Lösung mit Alkohol gereinigt, schmolz sie bei 196° und erwies sich als linksdrehend.

$$[a]_D^{20°} = -489{,}9°$$

Aus den Mutterlaugen habe ich ausser kleinen Resten der genannten beiden Stoffe nichts Kristallisierendes erhalten können.

Von Usninsäure erhielt ich rund 1 pCt., von Fumar-Protocetrarsäure rund $1^1/_2$ pCt.

Die von WAINIO erwähnte „körnige Materie“, welche die Hyphen des Thallus-Markes inkrustiert, ist nach meiner Prüfung keine Flechtensäure, sondern oxalsaurer Kalk. Mit Schwefelsäure gibt sie Gips, in Essigsäure ist sie unlöslich.

34. C. squamosa (Scop.) var. ventricosa Schaer.

An Granitblöcken der Achtermannshöhe im Harz von mir gesammeltes Material gab, wie ich in LIEBIG's Annalen der Chemie, Bd. 336, S. 67 darlegte, Squamatsäure und Usninsäure.

O. HESSE hat in derselben Flechte nur Squamatsäure, nicht aber Usninsäure vorgefunden, hat aber letztere offenbar wegen ihrer geringen Menge nur übersehen.

35. C. squamosa (Scop.) var. denticollis (Hoffm.) Flörke in Wainio, Monographia Cladoniarum I, 421.

(= *C. denticollis* Hoffm. Deutschl. Flora II, S. 125).

Die Prüfung dieser Varietät ergab, wie ich in LIEBIG's Annalen der Chemie, Bd. 352, S. 32 zeigte, ebenfalls Sqamatsäure aber keine Usninsäure.

36. C. squamosa (Scop.) var. multibrachiata (Flörke) f. pseudocrispata Sandstede.

Cladonien des nordwestdeutschen Tieflandes S. 423, Taf. XXIII des Separatabdruckes.

Auch in dieser Varietät liess sich Squamatsäure nachweisen. Siehe LIEBIG's Annalen, Bd. 352, S. 41.

37. C. squamosa (Scop.) var. multibrachiata Flörke f. turfacea (Rehm) Wainio, Monogr. Clad. I, 448, 440.

Die Prüfung dieser Varietät ergab gleichfalls einen Gehalt an Squamatsäure (LIEBIG's Annalen, Bd. 352, S. 41).

38. C. crispata (Ach.) Flot. var. virgata Ach.

Von mir auf Gneisblöcken im Verwallthale bei St. Anton am Arlberg gesammelt und von Herrn SANDSTEDE bestimmt.

Der acetonische Auszug setzte beim Erkalten relativ reichliche Wachsmengen ab, die durch Filtration entfernt wurden. Nach sehr starkem, durch Abdestillieren bewirktem Einengen kristallisierte ein einheitlicher Stoff aus, der durch Absaugen von der braunen Mutterlauge befreit, weisslich aussah. Beim allmählichen Eindunstenlassen der Mutterlauge wurde noch eine kleine Menge des Körpers gewonnen. Von anhängenden Wachsresten und schwach bräunlichen Verunreinigungen liess er sich durch Umkristallisieren aus heissem Eisessig reinigen und erwies sich nun in allen den oben für die Squamatsäure angeführten Eigenschaften mit dieser identisch. Noch andere Flechtensäuren aus der Mutterlauge zu gewinnen, war nicht möglich.

Aus 92 *g* der lufttrockenen Flechte erhielt ich 0,85 *g* Squamatsäure, also rund 1 pC.

39. C. crispata (Ach.) Flot. var. gracilescens (Rabenh.).

Sehr schön entwickeltes, teilweise fruktifizierendes Material sandte mir Herr SANDSTEDE vom Kehnmoor in Oldenburg.

Die wie bei voriger Flechte vorgenommene Untersuchung lieferte, wie ich bereits in LIEBIG's Annalen, Bd. 352, S. 39, berichten konnte, ausschliesslich Squamatsäure, und zwar zu etwa $1^1/_2$ pCt.

40. C. cenotea (Ach.) Schaerer.

(= *C. uncinata* Hoffmann).

Von mir an einem faulenden Fichtenstamm im Verwalltale bei St. Anton am Arlberg gesammelt.

W. KNOP (LIEBIG's Annalen, Bd. 49, S. 124) gibt für die Flechte Usninsäure an. O. HESSE (Journ. für prakt. Chem., Bd. 62, S. 449) isolierte aus ihr eine Säure, die er als Uncinatsäure bezeichnete.

Meine am acetonischen Auszug vorgenommene Prüfung hat in Übereinstimmung mit HESSE auch nicht eine Spur von Usninsäure geliefert. KNOP hat daher sicherlich mit einer Flechte gearbeitet, die nicht die echte *C. cenotea* (Ach.) war.

Nach starkem Einengen des möglichst von Wachs befreiten Auszuges kristallisierte ausschliesslich eine einzige, und zwar farblose Flechtensäure aus; durch Umkristallisieren aus Aceton gereinigt, schmolz sie bei 215—216° (HESSE gibt 212° an) und zeigte alle die von HESSE für Uncinatsäure angegebenen Merkmale.

Bei der sehr grossen Ähnlichkeit, die zwischen Squamatsäure und Uncinatsäure besteht, und die sich im Schmelzpunkt, der Kristallform, den Löslichkeitsverhältnissen und anderen Dingen ausspricht, wäre es angezeigt, beide Säuren einmal auf etwaige Identität zu prüfen. Ich selbst konnte das nicht ausführen, aus Mangel an einer ausreichenden Menge der Säure aus *C. cenotea*.

41. C. delicata (Ehrh.) Flörke, Wainio, Monogr. II, 465.

Es ist längst bekannt, dass sowohl Thallus als Podetien mit Kalilauge gelb werden, aber den für diese Reaktion in Betracht kommenden Stoff hat man bisher noch nicht ermittelt.

Das von mir geprüfte Material stammte von einem modernden Buchenstumpf bei Bad Kissingen in Bayern und stellte einen grossen, einheitlichen Rasen dar. Herr SANDSTEDE bestätigte meine Bestimmung.

Der acetonische Auszug liess nach vorherigem Einengen Wachs ausfallen, das ich abfiltrierte. Das Filtrat wurde bis auf einen geringen Rest abdestilliert, worauf ich es allmählich vollständig auskristallisieren liess. Unter dem Mikroskop zeigten die Kristalle völlig einheitlichen Charakter; sie erschienen als niedrige, vierseitige Prismen mit schmaler rhombischer Basis und breiteren oder schmäleren rhombischen Seitenflächen. Hiernach, wie auch nach ihrer leichten Löslichkeit in wässrigem doppeltkohlensaurem Natron unter Gelbfärbung, schien es sich um Thamnolsäure zu handeln.

Um sie von den braunen Schmieren und von Wachsresten zu befreien, löste ich die Kristallmasse in genanntem Alkali und fällte die filtrierte Lösung mit Salzsäure. Den hierbei reichlich entstandenen schmutzig-weisslichen Niederschlag wusch ich mit Wasser vollständig aus und kristallisierte ihn zur Reinigung aus kochender Essigsäure um. Bei der näheren Untersuchung stellten sich alle die Eigenschaften heraus, die oben für die Thamnolsäure aufgeführt wurden.

Den Gehalt der Flechte an diesem Stoffe bestimmte ich zu 2 pCt. Die intensiv gelbe Färbung (K +) von Thallus und Apothecien mit Kalilauge beruht auf der Gegenwart des genannten Körpers.

Meine Versuche, aus der Mutterlauge noch andere Flechtensäuren zu erhalten, fielen negativ aus.

42. C. caespiticia (Pers.) Flörke, Wainio, Monogr. II, 458.

An Buchenstämmen bei Nordenau im Sauerlande von mir gesammelt. Reaktion K —.

Der möglichst von Wachs befreite acetonische Auszug lässt nach Abdestillieren bis auf eine kleine Menge eine farblose Kristallmasse ausfallen. Unter dem Mikroskop schien sie einheitlich zu sein. In wässrigem doppeltkohlensaurem Natron löste sie sich leicht und ohne Gelbfärbung. Aus kochendem Eisessig kristallisierte sie in den Formen, welche für Squamatsäure charakteristisch sind. Die nähere Untersuchung lehrte, dass in der Tat diese Säure vorlag, und zwar konnte ich sämtliche oben angeführten Merkmale feststellen.

Der Gehalt der Flechte an Squamatsäure ist relativ beträchtlich, denn aus 74 *g* lufttrockenen Materials gewann ich 1,85 *g*, also $2\frac{1}{2}$ pCt.

Lässt man die Mutterlauge allmählich eindunsten, so erhält man einen dunkelbraunen schmierigen Rückstand. Behandelt man ihn mit warmem Äther und lässt diesen eindunsten, so findet man bei mikroskopischer Untersuchung derbe farblose Kristalle, welche die charakteristische Form der Atranorsäure-Prismen zeigen; anderer-

seits sind feinste, farblose, zu Rosetten vereinigte Nädelchen vorhanden. Letztere weiter zu prüfen, gestattete die geringe Menge nicht.

Die Atranorsäure gewann ich, indem ich das Gemisch in Benzol löste, die Lösung stark einengte und mit Alkohol ausfällte Die Identifizierung erfolgte durch den Schmelzpunkt 192°, die Löslichkeit und die Überführung in das charakteristische zitronengelbe Barytsalz, welches man durch Zusammenbringen der Säure mit Barytwasser leicht erhält, und welches in feinsten zu Sphaerokristallen vereinigten mikroskopischen Nädelchen bzw. schmalen Blättchen kristallisiert.

Von der Atranorsäure waren nur etwa 2 p. M. zu gewinnen. Wäre mehr von diesem Stoffe vorhanden, so würde die Flechte mit Kalilauge sicher Gelbfärbung geben, denn Atranorsäure gibt mit Kalilauge eine intensiv gelbe Lösung. Die so reichlich vorhandene Squamatsäure dagegen löst sich in Kalilauge ohne Gelbfärbung, daher zeigt auch die Flechte die negative Kalireaktion (K —).

43. C. glauca Flörke.

Für das von Herrn SANDSTEDE im Willbrock und Hellermoor im Oldenburgischen gesammelte Material ward bereits in LIEBIG's Annalen Bd. 324 S. 72 die Erzeugung von Squamatsäure nachgewiesen. Ich will hier nur noch bemerken, dass diese Säure viel leichter und reichlicher erhalten wird, wenn man die Flechte mit Aceton auskocht, anstatt, wie es früher geschah, mit Äther. Auch die Reinigung wird am besten durch wiederholtes Umkristallisieren aus kochendem Aceton bewirkt.

44. C. destricta Nyl.

Wie ich in LIEBIG's Annalen Bd. 327 S. 335—339 und Bd. 346 S. 103—106 darlegte, enthält die Flechte Usninsäure (Laevo-Usninsäure nach H. SALKOWSKI), einen blauen kristallisierenden Körper, die Destrictinsäure, und eine farblose Flechtensäure, die O. HESSE (Journ. f. prakt. Chemie [2] Bd. 70 S. 450) als Squamatsäure auffasste, ohne diese Auffassung näher zu begründen.

Ich habe nun an reinem, reichlichem Material, welches mir Herr SANDSTEDE vom Kehnmoor im Oldenburgischen sandte, feststellen können, dass tatsächlich Squamatsäure erzeugt wird. Es liess sich dies in der Weise nachweisen, dass ich die Flechte mit kochendem Aceton auszog, den von Wachs befreiten Auszug bis zum Kristallisieren

einengte und die erhaltene Kristallmasse mit wässrigem Natriumbikarbonat auszog. Hierbei geht die Squamatsäure in Lösung und kann durch Salzsäure ausgefällt werden. Durch Umkristallisieren aus heissem Eisessig gereinigt schmolz sie bei 215° und zeigte auch alle die sonstigen oben angeführten Eigenschaften echter Squamatsäure.

45. C. amaurocraea (Flörke).

Dass die Flechte Usninsäure und Coccellsäure enthält, wurde bereits in LIEBIG's Annalen der Chemie Bd. 300 S. 329 nachgewiesen, und H. SALKOWSKI (daselbst Bd. 314 S. 103) stellte für mein Usninsäurepräparat fest, dass es sich um Laevo-Usninsäure handelt.

Da ich nun im vorausgehenden für *C. Flörkeana*, *macilenta*, *bacillaris* und *coccifera* var. *stemmatina* fand, dass die Coccellsäure stets von Cenomycin begleitet wird, so habe ich nachträglich geprüft, ob die *C. amaurocraea* nicht vielleicht ebenfalls etwas von letzterem Stoffe abscheidet.

Diese Prüfung bezog sich auf Material, welches ich zwischen Paneveggio und Bellamonte in Südtirol auf Porphyrblöcken vorfand. Ich zog die Flechte diesmal mit Aceton aus, befreite den eingeengten Auszug von Wachs und destillierte bis auf ein kleines Volum ab, worauf ich auskristallisieren liess. Die von der braunen Mutterlauge durch Absaugen befreite Kristallmasse löste ich in kleiner Menge von kochendem Eisessig. War wirklich Cenomycin vorhanden, so musste dies beim Erkalten der Lösung in den charakteristischen Kristallformen ausfallen, die ich in Textfigur 1 abbildete auf S. 56. In der Tat zeigten sich bei der mikroskopischen Untersuchung des Kristallgemisches zahlreiche solche Kristallformen. Um sie von der Usninsäure zu befreien, löste ich das Gemisch in wenig kochendem Benzol. Beim Erkalten fiel die Hauptmenge der Usninsäure aus, um abfiltriert zu werden. Das Filtrat versetzte ich mit dem doppelten Volum heissen absoluten Alkohols, worauf beim Erkalten noch etwas Usninsäure ausfiel. Hierauf liess ich die Lösung nach erfolgtem Einengen vollständig auskristallisieren und presste sie zwischen Filtrierpapier ab. Sie bestand jetzt im wesentlichen aus Coccellsäure und Cenomycin. Durch Behandlung dieses Gemisches mit warmer Sodalösung liess sich die Coccellsäure nebst Usninsäureresten vollständig entfernen. Nachdem das Cenomycin gewaschen war, kristallisierte ich es, um kleine noch beigemengte Wachsmengen zu entfernen, aus heissem Eisessig um. Die Identifizierung geschah nach den bei *C. Flörkeana* angegebenen Erkennungsmerkmalen. Den Schmelzpunkt fand ich bei 190° liegend.

46. C. uncialis (L.) Web.

Durch meine früheren Untersuchungen ist festgestellt worden, dass die Flechte Usninsäure und Thamnolsäure erzeugt (Annalen der Chemie Bd. 324 S. 71). Nach H. SALKOWSKI drehte mein Usninsäurepräparat links.

47. C. strepsilis (Ach.) Wainio.

Aus der bei Leschede in Westfalen auf Heideboden gesammelten Flechte isolierte ich Thamnolsäure und Strepsilin. (Annalen der Chemie Bd. 327 S. 332—335).

48. C. cariosa (Ach.) Sprengel.

Zur Untersuchung benutzte ich ein paar Exemplare der Nummer 1027 b von ARNOLD's Lich. exs., welche WAINIO II, 57 als var. *squamulosa* (Müll. Arg.) bezeichnet.

Wenn man den acetonischen, von Wachs möglichst befreiten Auszug durch Abdestillieren stark einengt, so kristallisert ein Gemisch aus, das nach Absaugen der Mutterlauge und Nachwaschen mit wenig Aceton farblos erscheint.

Es erwies sich als aus zwei Substanzen bestehend. Zur Trennung eignet sich am besten warmes Benzol, durch welches die eine Substanz leicht in Lösung gebracht wird, die andere dagegen als sehr schwer löslich zurückbleibt.

Der in Benzol leicht lösliche Stoff, durch starkes Einengen der Lösung und Zusatz von zwei Vol. Alkohol erhalten, zeigte sich nach Schmelzpunkt, Kristallform und Löslichkeit mit Atranorsäure übereinstimmend, gab auch mit Barytwasser das charakteristische zitronengelbe, in sphaerokristallartigen Gruppen feiner Nädelchen kristallisierende Barytsalz der Atranorsäure.

Die zweite Substanz, durch Umkristallisieren aus Aceton gereinigt, schmolz nicht, sondern verkohlte zwischen 260 und 265°, nachdem sie sich von etwa 230° zu verfärben begonnen hatte. Sie scheint Bryopogonsäure darzustellen. Bitterer Geschmack fehlt. In kaltem Benzol fast unlöslich, in kochendem sehr schwer, in Äther ebenfalls sehr schwer löslich, wird sie von heissem absoluten Akohol schwer, von heissem Aceton ziemlich gut gelöst; in konz. Schwefelsäure ist sie mit rotgelber Farbe löslich. Auf Zusatz von viel Wasser scheiden sich aus dieser Lösung rote Flocken eines Zersetzungsproduktes ab. Mit Kalilauge oder Natronlauge unter Deckglas zu-

sammengebracht, gibt die Substanz rotbraune mikroskopisch kleine, kurze. zu Rosetten vereinigte Prismen (Alkalisalz des Zersetzungsprodukts). Mit Barytwasser erhält man ebenfalls ein rostfarbenes Produkt.

Bringt man nicht zu dünne Thallus-Querschnitte mit Barytwasser zusammen, so färbt sich die oberseitige Rinde gelb, weil hier die Atranorsäure ihren Sitz hat; das Mark dagegen wird roströtlich, ein Zeichen, dass hier Bryopogonsäure zur Abscheidung kommt. Intensiver noch wird die rostrote Färbung des Markes bei Behandlung mit starker Kali- oder Natronlauge, während die Rinde, dem Atranorsäuregehalt entsprechend, sich gelblich färbt. Nicht zerschnittene Thalluslappen färben sich aus dem Gelben ebenfalls rostbraun, doch muss eine gewisse Zeit vergehen, ehe letztere Färbung ausgesprochen erscheint. Die Lichenologen scheinen das nicht beachtet zu haben, denn sie geben immer nur Gelbfärbung durch Kalilauge an.

Resultate.

Fassen wir zum Schluss die bei vorstehender monographisch-chemischer Untersuchung der Gattung *Cenomyce* gewonnenen tatsächlichen Ergebnisse zusammen, so ergibt sich folgendes:

A. Bezüglich der scharlachfrüchtigen Vertreter (Cocciferae).

1. Graue oder graugrünliche (Subglaucescentes Wainio).

C. Flörkeana (Fr.) f. *intermedia* Hepp.
Rhodocladonsäure,
Coccellsäure,
Cenomycin,
(keine Thamnolsäure),
(keine Usninsäure).

C. macilenta Hoffm. var. *styracella* (Ach.).
Rhodocladonsäure,
Coccellsäure,
Cenomycin.
Thamnolsäure,
(keine Usninsäure).

C. bacillaris Nyl. f. *clavata* (Ach.).
Rhodocladonsäure,
Coccellsäure,
Cenomycin,
Laevo-Usninsäure,
(keine Thamnolsäure).

C. digitata Schaer.
Rhodocladonsäure,
Thamnolsäure über 2 pCt.!
(keine Coccellsäure),
(keine Usninsäure),
(kein Zeorin),
(kein Cenomycin).

2. Gelbe oder gelbgrüne Arten (Stramineo-flavidae Wainio).

C. pleurota Flörke.
Rhodocladonsäure,
Laevo-Usninsäure,
Zeorin,
(keine Coccellsäure),
(kein Cenomycin).

C. coccifera (L.) var. *stemmatina* (Ach.).
Rhodocladonsäure,
Laevo-Usninsäure,
Coccellsäure,
Cenomycin,
(kein Zeorin).

C. bellidiflora (Ach.) var. *coccocephala* (Ach.).
Rhodocladonsäure,
Usninsäure,
Squamatsäure,
Zeorin,
Bellidiflorin.

C. deformis Hoffm.
Rhodocladonsäure,
Laevo-Usninsäure,
Zeorin,
Zwei in Sodalösung lösliche farblose Säuren.

C. incrassata Flörke.
Rhodocladonsäure,
Laevo-Usninsäure.

B. Bezüglich der braunfrüchtigen Vertreter (Ochrophaeae).

1. Unciales (Del.).

C. amaurocraea (Flörke).
Laevo-Usninsäure,
Coccellsäure.
Cenomycin.

C. uncialis (L.) Web.
Laevo-Usninsäure,
Thamnolsäure.

C. destricta Nyl.
Laevo-Usninsäure,
Squamatsäure,
Destrictinsäure,
Cladestin Hesse's (Wachs?).

2. Chasmariae (Ach.) Flörke, Wainio I, 287.

C. furcata (Huds.) var. *racemosa* (Hoffm.).
Fumar-Protocetrarsäure,
Atranorsäure.

C. furcata (Huds.) var. *pinnata* (Flörke).
Fumar-Protocetrarsäure,
Atranorsäure.

C. rangiformis (Hoffm.).
Atranorsäure,
Rangiformsäure.

C. crispata (Ach.) Flot. var. *virgata* Ach.
Squamatsäure.

C. rangiformis (Hoffm.) var. *pungens* (Ach.)
Atranorsäure.
(keine Rangiformsäure).

C. crispata (Ach.) Flot. var. *gracilescens* (Rabenh.).
Squamatsäure.

C. cenotea (Ach.) Schaer.
Uncinatsäure (= Squamatsäure?)

C. delicata (Ehrh.) Flörke.
Thamnolsäure.

C. caespiticia (Pers.) Flörke.
Squamatsäure,
Atranorsäure.

C. glauca Flörke.
Squamatsäure.

C. squamosa (Scop.) var. *ventricosa* (Schaer.).
Squamatsäure.

C. squamosa (Scop.) var. *denticollis* (Hoffm.).
Squamatsäure.

C. squamosa (Scop.) var. *multibrachiata* (Flörke).
Squamatsäure.

C. squamosa (Scop.) var. *frondosa* (Nyl.).
Squamatsäure.

C. squamosa (Scop.) var. *turfacea* (Rehm.)
Squamatsäure.

3. Clausae Wainio II, 3.

a) Thallostelides Wainio II, 80.

C. fimbriata (L.) var. *simplex* (Weis) f. *minor* (Hag.)
Fumar-Protocetrarsäure.
keine Atranorsäure.
Fimbriatsäure $^1/_2$ pCt.

C. fimbriata (L.) var. *simplex* (Weis) f. *major* (Hag.).
Fumar-Protocetrarsäure.
Atranorsäure.
wenig Fimbriatsäure.

C. fimbriata (L.) var. *prolifera* (Retz.) Mass.
Fumar-Protocetrarsäure,
Atranorsäure.

C. fimbriata (L.) var. *apolepta* (Ach.) f. *coniocraea* Flörke.
Fumar-Protocetrarsäure,
Atronorsäure,
keine Fimbriatsäure.

C. fimbriata (L.) var. *cornuto-radiata* Coem.
Fumar-Protocetrarsäure,
keine Atranorsäure,
keine Fimbriatsäure.

C. fimbriata (L.) var. *cornuto-radiata* Coem. f. *nemoxyna* (Ach.) Wainio II, 295.
keine Fumar-Protocetrarsäure,
keine Atranorsäure,
Nemoxynsäure.

C. gracilis (L.) var. *chordalis* (Flörke).

Fumar-Protocetrarsäure,
keine Atranorsäure.

C. gracilis (L.) var. *elongata* (Jacq.)

Fumar-Protocetrarsäure,
Atranorsäure.

C. verticillata (Hoffm.) var. *evoluta* Th. Fr.

Fumar-Protocetrarsäure,
keine Atranorsäure.

C. cornuta (L.) Schaer.

Fumar-Protocetrarsäure,
keine Atranorsäure.

C. verticillata (Hoffm.) var. *subcervicornis* (Wainio) Zopf.

Fumar-Protocetrarsäure } in den
Atranorsäure } Podetien.
Cervicornin in den Apothecien.

C. verticillata (Hoffm) var. *cervicornis* (Ach.).

Fumar-Protocetrarsäure } in den
keine Atranorsäure } Podetien.
Cervicornsäure in den Apothecien.

C. verticillata (Hoffm.) var. *cervicornis* (Ach.) f. *phyllophora* (Flörke) Sandstede.

Fumar-Protocetrarsäure,
keine Atranorsäure.

C. chlorophaea (Flörke).

Fumar-Protocetrarsäure,
keine Atranorsäure,
Chlorophaeasäure.

C. pyxidata (L.) Fr. var. *neglecta* (Flörke).

Fumar-Protocetrarsäure,
keine Atranorsäure.

C. pyxidata (L.) Fr. var. *cerina* Arnold.

Fumar-Protocetrarsäure,
keine Atranorsäure.

C. pityrea (Flörke) var. *Zwackhii* Wainio.

Fumar-Protocetrarsäure.

C. pityrea (Flörke) var. *cladomorpha* Flörke.

Fumar-Protocetrarsäure.

C. degenerans (Flörke) var. *haplotea* (Ach.)

Keine Fumar-Protocetrarsäure,
eine farblose Säure.

b) Podostelides (Wallr.) Wainio.

C. alpicola (Flot.) Wainio var. *foliosa* (Sommflt.) f. *macrophylla* (Schaer.)

Psoromsäure.

C. cariosa (Ach.) var. *squamulosa* (Müll. Arg.).

Atranorsäure,
Bryopogonsäure.

c) Foliosae (Bagl. et Carest.) Wainio.

C. foliacea (Huds.) Schaer. var. *alcicornis* (Lightf.).
Usninsäure,
Fumar-Protocetrarsäure.

C. foliacea (Huds.) Schaer. var. *convoluta* (Lam.).
Usninsäure,
Fumar-Protocetrarsäure.

C. strepsilis (Ach.)
Strepsilin,
Thamnolsäure.

d) Ochroleucae.

C. cyanipes (Sommflt.).
Laevo-Usninsäure.

Am Schlusse vorstehender Übersicht möchte ich übrigens nicht unterlassen zu bemerken, dass ich nicht der Meinung bin, als wären nun bereits alle Flechtensäuren aufgedeckt, die in den angeführten Spezies enthalten sind. Es bleibt vielmehr die Möglichkeit offen, dass bei Anwendung anderer Verfahren noch dieser oder jener typische Flechtenstoff in der einen oder der anderen der genannten Arten nachzuweisen ist. Die in diesen Arten in vorwiegender Menge vorhandenen Flechtensäuren dürften allerdings sämtlich von mir isoliert worden sein.

An vorstehende Einzelergebnisse lassen sich folgende Bemerkungen und Schlüsse knüpfen:

I. Bezüglich des Vorkommens der einzelnen Flechtensäuren.

1. Die bisher unbekannte, scharlachrote, kristallisierende, wahrscheinlich zu den Anthracenderivaten gehörende Rhodocladonsäure $C_{12}H_8O_6$ bzw. $C_{14}H_{10}O_7$ wird nur von den Vertretern der Reihe der Cocciferae Wainio's (Erythrocarpeae Th. Fries) erzeugt. Auf ihrer Gegenwart beruht die scharlachrote Farbe der Apothecien. Es sind speziell die Paraphysenenden, an denen diese Säure zur Abscheidung gebracht wird. In allen Fällen, wo genügend grosse Mengen von Apothecien zur Verfügung standen (*C. Flörkeana* f. *intermedia*, *C. macilenta* var. *styracella*, *C. bacillaris* f. *clavata*, *C. digitata*, *C. pleurota*, *C. coccifera* var. *stemmatina*, *C. bellidiflora*)

wurde die Säure rein dargestellt, für die übrigen Spezies (*C. deformis*, *C. incrassata*) musste ich mich auf den mikrochemischen Nachweis beschränken, der aber insofern sicher war, als die Rhodocladonsäure charakteristische Farbreaktionen gibt.

2. Aus allen Arten, welche mehr oder minder ausgesprochene Gelbgrünfärbung des Thallus und der Podetien oder wenigstens der letzteren aufweisen, konnte Usninsäure isoliert werden, und zwar aus folgenden Ochrophaeae:

C. amaurocraea (Flörke) *C. destricta* (Nyl.) *C. uncialis* (L.)	Unciales.
C. turgida (Ehrh.) — Chasmariae.	
C. foliacea (Huds.) var. *alcicornis* (Lightf.) „ var. *convoluta* (Lam.) *C. cyanipes* (Sommflt.)	Clausae.

und aus folgenden Vertretern der Cocciferae:

C. pleurota Flörke *C. coccifera* (L.) var. *stemmatina* Ach. *C. bellidiflora* (Ach.) var. *coccocephala* (Ach.) *C. deformis* Hoffm. *C. incrassata* Flörke	Stramineo-flavidae.
C. bacillaris Nyl. f. *clavata* (Ach.) — Subglaucescentes.	

In allen Fällen, wo eine Prüfung auf optisches Drehvermögen vorgenommen wurde, erwies sich die Usninsäure als linksdrehend (Laevo-Usninsäure), nämlich bei *bacillaris*, *pleurota*, *coccifera*, *amaurocraea*, *destricta*, *uncialis*, *deformis*, *incrassata*.

3. Die stark bitter schmeckende Fumar-Protocetrarsäure, die bisher nur aus *Cetraria islandica* (L.), *Cladina rangiferina* (L.) und *Cladina silvatica* (L.) bekannt war, wurde mehrfach nachgewiesen im Bereiche der Ochrophaeae, und zwar bei:

Clausae.

C. fimbriata (L.) var. *simplex* (Weis) „ var. *prolifera* (Retz.) „ var. *apolepta* (Ach.) „ var. *cornuto-radiata* Coem. *C. gracilis* (L.) var. *chordalis* (Flörke) „ var. *elongata* (Jacq.) *C. verticillata* (Hoffm.) var. *evoluta* Th. Fries. „ var. *cervicornis* (Ach.) *C. pyxidata* (L.) var. *neglecta* (Flörke) „ var. *cerina* Arnold *C. chlorophaea* (Flörke) *C. pityrea* (Flörke) var. *Zwackhii* Wainio „ var. *cladomorpha* Flörke	Thallo-stelides.

C. foliacea (Huds.) var. *alcicornis* (Lightf.) „ var. *convoluta* (Lam.)	Foliasae.

Chasmariae.

C. furcata (Huds) var. *racemosa* (Hoffm.).
„ var. *pinnata* (Flörke).

Die der Fumar-Protocetrarsäure verwandte Bryopogonsäure wird seitens der *C. cariosa* (Ach.) var. *squamulosa* (Müll. Arg.) erzeugt.

Die der Fumar-Protocetrarsäure gleichfalls sehr nahe verwandte und ebenfalls bittere Psoromsäure fand ich nur bei einem Vertreter der Clausae, und zwar der *C. alpicola* (Flot.) var. *macrophylla* (Schaer.) vor. Ihr von HESSE behauptetes Vorkommen in *C. pyxidata* var. *neglecta* habe ich nicht bestätigen können.

4. Nächst der Fumar-Protocetrarsäure und der Usninsäure ist innerhalb der Gattung *Cenomyce* am verbreitetsten die Squamatsäure. Sie wurde nachgewiesen für:

C. destricta Nyl. — Unciales.

C. crispata (Ach.) var. *virgata* Ach. „ var. *gracilescens* Rabenh. *C. caepiticia* (Pers.) *C. squamosa* (Scop.) var. *ventricosa* (Schaer.) „ var. *multibrachiata* (Flörke) „ var. *denticollis* (Hoffm.) „ var. *frondosa* (Nyl.) „ var. *turfacea* (Rehm.) *C. glauca* Flörke	Chasmariae

C. bellidiflora (Ach.) var. *coccocephala* (Ach.) — Cocciferae.

Unter den Clausae war kein Squamatsäurebildner zu finden. Die Squamatsäure scheint ein spezifisches Cladoniaceen-Produkt zu sein, wenigstens ist es bisher weder mir noch anderen gelungen, diesen Stoff in Vertretern anderer Flechtenfamilien aufzufinden.

Was O. HESSE für *C. cenotea* (Ach.) als Uncinatsäure beschrieb, gleicht der Squamatsäure so sehr, dass sich der Verdacht einer Identität beider Stoffe kaum noch abweisen lässt.

5. Die im Bereiche anderer Flechtengruppen, namentlich der grossen Gruppe der Parmeliales, so überaus häufige Atranorsäure fehlt auch der Gattung *Cenomyce* nicht, doch habe ich sie nur in der Reihe der Ochrophaeae nachzuweisen vermocht, nämlich für:

C. cariosa (Ach.) var *squamulosa* (Müll. Arg.).		
C. furcata (Huds.) var. *racemosa* (Hoffm.)	Chasmariae.	
„ var. *pinnata* Flörke		
C. fimbriata (L.) var. *simplex* (Weis.) f. *major* (Hag.)		Clausae
„ var. *prolifera* (Retz.)		
„ var. *apolepta* Ach. f. *coniocraea* Flörke		
C. gracilis (L.) var. *elongata* (Jacq.)		
C. subcervicornis (Wainio) Zopf.		

6. Die von mir zuerst in *Thamnolia vermicularis* aufgefundene Thamnolsäure kommt zur Abscheidung in

C. digitata Schaer.		Cocciferae.
C. macilenta Hoffm. var. *styracella* Ach.		
C. delicata Ehrh.	Chasmariae	Ochrophaeae.
C. strepsilis (Ach.) . . .	Clausae	
C. uncialis (L)	Unciales	

Die Thalli und Podetien dieser Flechten färben sich infolge des Thamnolsäuregehaltes mit Kali- oder Natronlauge gelb.

7. Coccellsäure isolierte ich aus:

C. amaurocraea (Flörke): Ochrophaeae.	
C. coccifera (L.) var. *stemmatina* Ach.	Cocciferae.
C. Flörkeana (Fr.) f. *intermedia* Hepp.	
C. macilenta Hoffm. var. *styracella* (Ach.)	
C. bacillaris Nyl. f. *clavata* Ach.	

Ausserhalb der Familie der Cladoniaceen ist Coccellsäure noch von niemand nachgewiesen.

8. Das bisher unbekannte Cenomycin habe ich ausser in *C. amaurocraea* (Flörke) nur noch aus Vertretern der Cocciferae zu isolieren vermocht, nämlich aus

C. Flörkeana (Fr.) f. *intermedia* Hepp.
C. macilenta Hoffm. var. *styracella* Ach.
C. bacillaris Nyl. f. *clavata* (Ach.).
C. coccifera (L.) var. *stemmatina* (Ach.).

Es kommt stets in Gesellschaft von Coccellsäure vor.

9. Zeorin liess sich nur nachweisen in folgenden Cocciferae:
C. deformis Hoffm.
C. pleurota Flörke.
C. bellidiflora Ach. var. *coccocephala* (Ach.).

10. Die farblose Nemoxynsäure wurde aus *C. fimbriata* (L.) var. *nemoxyna* (Ach.) dargestellt.

Ochro-

Nummer		Fumar-Protocetrarsäure	Atranorsäure	Usninsäure	Squamatsäure	Rangiformsäure	Uncinatsäure
1	*furcata* var. *racemosa*	+	+	—	—	—	—
2	*furcata* var. *pinnata*	+	+	—	—	—	—
3	*rangiformis*	—	+	—	—	+	—
4	*rangiformis* var. *pungens*	—	+	—	—	—	—
5	*crispata* var. *virgata*.	—	—	—	+	—	—
6	*crispata* var. *gracilescens*	—	—	—	+	—	—
7	*cenotea*	—	—	—	—	—	+
8	*squamosa*	—	—	—	+	—	—
9	*caespiticia*	—	+	—	+	—	—
10	*delicata*.	—	—	—	+	—	—
11	*glauca*	—	—	—	+	—	—
12	*fimbriata* var. *simplex* f. *minor* .	+	—	—	—	—	—
13	„ f. *major* .	+	+	—	—	—	—
14	*fimbriata* var. *prolifera*.	+	+	—	—	—	—
15	*fimbriata* var. *cornuto-radiata*. .	+	—	—	—	—	—
16	*nemoxyna*	—	—	—	—	—	—
17	*gracilis* var. *chordalis*	+	—	—	—	—	—
18	*gracilis* var. *elongata*.	+	+	—	—	—	—
19	*verticillata* var. *cervicornis* . . .	+	—	—	—	—	—
20	*verticillata* var. *subcervicornis* .	+	+	—	—	—	—
21	*pyxidata* var. *neglecta*	+	—	—	—	—	—
22	*pyxidata* var. *cerina*	+	—	—	—	—	—
23	*pityrea*	+	—	—	—	—	—
24	*alpicola*	—	—	—	—	—	—
25	*foliacea*.	+	—	+	—	—	—
26	*strepsilis*	—	—	—	—	—	—
27	*uncialis*.	—	—	+	—	—	—
28	*destricta*	—	—	+	+	—	—
29	*amaurocraea*	—	—	+	—	—	—
30	*chlorophaea*	+	—	—	—	—	—
31	*cariosa*	—	+	—	—	—	—

phaeae.

Fimbriatsäure	Nemoxynsäure	Cervicornsäure	Cervicornin	Psoromsäure	Strepsilin	Thamnolsäure	Cocellsäure	Cenomycin	Destrictinsäure	Chlorophaeasäure	Bryopogonsäure
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+

11. Das Bellidiflorin fand ich ausschliesslich in *C. bellidiflora* var. *coccocephala* (Ach.) vor.

12. Der braunen Färbung der Apothecien der Ochrophaeae liegt keineswegs ein und derselbe braune Farbstoff zugrunde. Vielmehr isolierte ich aus den Apothecien von *C. verticillata* (Hoffm.) var. *cervicornis* (Ach.) die amorphe braune Cervicornsäure und aus denen von *C. verticillata* (Hoffm.) var. *subcervicornis* Wainio das ebenfalls amorphe Cervicornin.

13. Die Chlorophaeasäure liess sich bisher nur in *C. chlorophaea* Flörke nachweisen, die Fimbriatsäure nur in *C. fimbriata* (L.) var. *simplex* (Weis.) f. *minor* (Hag.) und f. *major* (Hag.).

Vorstehende Ergebnisse sind in vorstehender und in folgender Tabelle übersichtlich dargestellt:

Cocciferae.

	Flörkeana var. *intermedia*	*macilenta* var. *styracella*	*pleurota*	*coccifera* var. *stemmatina*	*bellidiflora* var. *coccocephala*	*deformis*	*digitata*	*incrassata*	*bacillaris*
Rhodocladonsäure .	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Coccellsäure . . .	+	+	−	+	−	−	−	−	+
Cenomycin	+	+	−	−	−	−	−	−	+
Zeorin	−	−	+	−	+	+	+	−	−
Thamnolsäure . . .	−	+	−	−	−	−	−	−	−
Usninsäure	−	−	+	+	+	+	−	+	+
Squamatsäure . . .	−	−	−	−	+	−	−	−	−
Bellidiflorin	−	−	−	−	+	−	−	−	−

II. Bezüglich der systematischen Anordnung.

Legt man der Einteilung der *Cenomyce*-Arten die obigen chemischen Tatsachen zugrunde, so kommt man einerseits mehrfach zu Resultaten, wie sie die Flechtensystematiker vom morphologischen Standpunkte aus gewonnen haben, andererseits aber zu abweichenden Ergebnissen.

Es kann wohl kaum einem Zweifel unterliegen, dass alle die Arten, die in ihren Schlauchfrüchten die rote Rhodocladonsäure erzeugen, zu einander in einem natürlichen Verwandtschaftsverhältnis stehen. Die Zusammenfassung derselben zu der Reihe der Cocciferae Wainio (Erythrocarpeae Th. Fries) ist daher jedenfalls zu billigen.

WAINIO hat diese Reihe geschieden in zwei Gruppen:

Subglaucescentes. (Graue oder graugrünliche)	Stramineo-flavidae. (Gelbgrünliche)
Flörkeana (Fr.).	*coccifera* (L.) var. *pleurota* (Flörke).
bacillaris Nyl.	*coccifera* (L.) var. *stemmatina* Ach.
macilenta Hoffm.	*deformis* Hoffm.
digitata Schaer.	*bellidiflora* (Ach.).
	incrassata Flörke.

Gegenüber meinen chemischen Ergebnissen kann diese Zweiteilung nicht als natürlich bezeichnet werden, und zwar aus folgenden Gründen:

Es sind in beiden Gruppen Vertreter vorhanden, welche durch gleichzeitige Produktion von Coccellsäure und Cenomycin ausgezeichnet sind, nämlich: *Flörkeana*, *bacillaris* und *macilenta* unter den Subglaucescentes, *coccifera* var. *stemmatina* unter den Stramineo-flavidae. Ferner erzeugen sowohl *bacillaris* unter den Subglaucescentes als auch *coccifera* var. *stemmatina* unter den Stramineo-flavidae ausser Coccellsäure und Cenomycin Laevousninsäure.

WAINIO betrachtet die *pleurota* Flörke's als nächstverwandt mit *coccifera* var. *stemmatina*, vereinigt daher beide als Varietäten unter *C. coccifera*. Ich vermag auf Grund meiner Prüfungen diese Anschauung nicht zu teilen, weichen doch beide Objekte chemisch recht wesentlich von einander ab. Es enthält nämlich:

Coccifera var. *pleurota* (Flörke).	*Coccifera* var. *stemmatina* (Ach.)
Rhodocladonsäure,	Rhodocladonsäure,
Laevo-Usninsäure,	Laevo-Usninsäure,
Zeorin,	kein Zeorin,
keine Coccellsäure,	Coccellsäure,
kein Cenomycin.	Cenomycin.

Man ist daher entschieden berechtigt, die *pleurota* als selbstständige Spezies von *coccifera* abzutrennen, wie das bereits FLÖRKE getan hat.

Dagegen ist *C. pleurota* entschieden nächstverwandt der *C. deformis* Hoffm.; stimmen doch beide im Gehalt von Rhodocladonsäure, Laevo-Usninsäure und Zeorin überein.

Die Gruppe der Ochrophaeae (Braunfrüchtige) darf insofern als eine natürliche bezeichnet werden, als ihre Vertreter niemals die rote Rhodocladonsäure erzeugen, sondern statt ihrer braune Farbstoffe.

Innerhalb dieser Gruppe hat, wie bereits erwähnt, WAINIO vier Reihen unterschieden, von denen in Deutschland vorkommen die

Unciales (Del.) Wainio,
Chasmariae (Ach.) Flörke,
Clausae Wainio.

Unter diesen drei Reihen scheint mir die der Clausae eine im ganzen natürliche zu sein. Denn die Vertreter derselben, soweit ich sie untersucht habe, sind fast sämtlich dadurch ausgezeichnet, dass sie als ausschliessliche oder doch vorwiegende Flechtensäure die bittere Fumar-Protocetrarsäure enthalten, die nur bei *C. alpicola* durch einen dieser Säure naheverwandten Bitterstoff, die Psoromsäure vertreten wird. Die betreffenden Vertreter sind:

C. fimbriata (L.) var. *simplex* (Weis),
„ var. *prolifera* (Retz.),
„ var. *apolepta* (Ach.),
„ var. *cornuto-radiata* Coem.,
C. chlorophaea (Flörke),
C. pyxidata (L.) var. *neglecta* (Flörke),
C. pyxidata (L.) var. *cerina* Arnold,
C. pityrea (Flörke) var. *Zwackhii* Wainio,
C. pityrea (Flörke) var. *cladomorpha* Flörke,
C. alpicola (Flot.) var. *macrophylla* (Schaer.),
C. gracilis (L.) var. *chordalis* (Flörke),
„ var. *elongata* (Jacq.),
C. verticillata (Hoffm.) var. *evoluta* Th. Fr.
C. verticillata (Hoffm.) var. *cervicornis* (Ach.),
C. foliacea (Huds.) var. *alcicornis* (Lightf.),
„ var. *convoluta* (Lam.).

Eine Ausnahme bilden *C. degenerans* (Flörke) und *C. strepsilis* Ach., denn sie enthalten weder Fumar-Protocetrarsäure noch Psoromsäure.

Auch *C. fimbriata* (L.) var. *cornuto-radiata* Coem. f. *nemoxyna* (Ach.) Wainio hat im Gegensatz zu allen andern von mir untersuchten *fimbriata*-Formen nämlich *simplex* (Weis), *prolifera* Retz., *cornuto-radiata* Coem. und *apolepta* Ach. nichts von Fumar-Protocetrarsäure aufzuweisen. Ich glaube daher durchaus richtig zu handeln, wenn ich die Form *nemoxyna* ganz aus dem Verwandtschaftskreise der *C. fimbriata* herausnehme und sie als selbständige Spezies bezeichne: *C. nemoxyna* (Ach.) Zopf.

Unter der Reihe der Chasmariae Wainio's sind eine Anzahl von Spezies vereinigt, die auch vom chemischen Standpunkte aus in naher Verwandtschaft stehen. Es sind dies:

C. squamosa (Scop.),
C. cenotea (Ach.),
C. crispata (Ach.),
caespiticia (Pers.),
delicata (Ehrh.),
glauca Flörke.

Sie alle nämlich enthalten als einzige bezw. vorwiegende Flechtensäure die Squamatsäure oder die mit ihr nächstverwandte Thamnolsäure (die Uncinatsäure, die in *cenotea* nach Hesse vorkommt, ist offenbar nichts anderes als Squamatsäure).

Chemisch von allen diesen Chasmariae abweichend, weil an Stelle der Squamatsäure Fumar-Protocetrarsäure erzeugend, ist *C. furcata* (Huds.). Es wäre sehr wohl möglich, dass diese Spezies überhaupt nicht zu den Chasmariae gehört, sondern zu den Fumar-Protocetrarsäure erzeugenden Clausae.

Auch *C. rangiformis* Hoffm., die Atranorsäure und eine Fettsäure, die Rangiformsäure, erzeugt, passt chemisch nicht in die Chasmariae hinein.

Zu der kleinen Reihe der Unciales zieht Wainio *C. amaurocraea* (Flörke) und *uncialis* (L.) Web. Die *C. destricta* Nyl. fasst WAINIO als eine blosse unwesentliche Spielart (lusus parum notabilis) von *C. amaurocraea* auf. Das ist sicherlich nicht richtig; denn *destricta* enthält in ihren Apothecien und Spermogonien einen indigoblauen Farbstoff, die Destrictinsäure, während die Apothecien von *amaurocraea* und *uncialis* einem braunen Körper ihre Färbung verdanken. *C. amaurocraea* erzeugt ausserdem Coccellsäure und Cenomycin, *destricta* dagegen statt dieser Stoffe Squamatsäure. Mithin trifft die Ansicht NYLANDERS, die auch von SANDSTEDE geteilt wird, dass nämlich die *C. destricta* von *amaurocraea* abzutrennen und als besondere Spezies aufzufassen ist, entschieden das Richtigere. *C. destricta* passt übrigens in die Reihe der Ochrophaeae, der Braunfrüchtigen, wegen des in den Apothecien enthaltenen indigoblauen Farbstoffes, offenbar garnicht hinein. Man müsste, wenn man die Färbung der Apothecien fernerhin als Haupteinteilungsgrund für die *Cenomyce*-Arten verwenden will, konsequenterweise für die einen blauen Farbstoff führende *destricta* eine dritte, den Cocciferae und Ochrophaeae koordinierte Abteilung aufstellen, die der Blaufrüchtigen (Caeruleae), zu der *destricta* vorläufig als einzige Spezies gehören würde.

Zweifellos steht *C. amaurocraea* mit mehreren Cocciferae in verwandtschaftlichem Zusammenhange, nämlich mit *C. Flörkeana* f. *intermedia* Hepp, *C. macilenta* var. *styracella* (Ach.) *C. bacillaris* Nyl. f. *clavata* (Ach.) und *C. coccifera* var. *stemmatina* (Ach.). Enthalten doch alle diese Spezies in Übereinstimmung mit *C. amaurocraea*:

Laevo-Usninsäure,
Coccellsäure.
Cenomycin.

C. amaurocraea unterscheidet sich also chemisch von diesen Arten nur dadurch, dass sie in ihren Apothecien statt der scharlachroten

Rhodocladonsäure einen braunen Stoff erzeugt. Ich will damit keineswegs sagen, dass man *C. amaurocraea* mit jenen Spezies zu einer systematischen Einheit vereinigen soll. Das würde unnatürlich sein insofern, als *amaurocraea* gestaltlich entschieden zu *uncialis* und *destricta* gehört; aber eine Verwandtschaft mit den oben genannten Cocciferae muss auf grund der chemischen Tatsachen entschieden zugestanden werden.

Die erhaltenen Untersuchungsresultate und die daraus gezogenen Schlüsse dürften zeigen, dass sich auf Grund der chemischen Verwandtschaft natürliche Gruppierungen der *Cenomyce*-Arten ergeben, die mit den von morphologischen Gesichtspunkten aus gemachten Gruppierungen der Lichenologen, speziell WAINIO's, zum Teil übereinstimmen, zum Teil aber erheblich abweichen. Daraus ergibt sich die Anregung, die Vertreter der genannten Gattung nochmals auf ihre gestaltlichen Charaktere hin zu prüfen, um zu sehen, ob nicht etwa Gruppierungen sich ergeben, die mit den auf chemischem Wege erhaltenen übereinstimmen.

Im Übrigen wird es nötig sein, auch die ausländischen Arten der Gattung *Cenomyce* einer chemischen Durcharbeitung zu unterziehen. Ich habe in dieser Beziehung noch nichts tun können, weil mir nicht die nötigen Materialmengen zur Verfügung standen, würde mich aber dieser Aufgabe gern widmen, wenn mich die Lichenologen mit Materialien versehen wollten. Ein paar 100 *g* lufttrockenen Materials würden für die Untersuchung der einzelnen Spezies meist ausreichen.

Tafel-Erklärung.

Tafel I.

Fig. 1. *Cenomyce fimbriata* (L.) Fr var *simplex* (Weis) forma *minor* (Hag.) von einer Wegeböschung im Fichtenwalde bei Daun in der Eifel; von SANDSTEDE bestimmt.

„ 2 und 3. *Cenomyce fimbriata* (L.) Fr. var. *simplex* (Weis) forma *major* (Hag.) von der Böschung des Dortmund-Ems-Kanals bei Münster i. W., in jüngeren und älteren Stadien

„ 4. *Cenomyce fimbriata* (L.) Fr. var. *cornuto-radiata* Coem. von SANDSTEDE auf dem Kehnmoor in Oldenburg gesammelt.

Tafel II.

Fig. 1. *Cenomyce nemoxyna* (Ach.) von einer sandigen Böschung des Dortmund-Ems-Kanals bei Münster i W. in jüngeren und älteren Stadien; von SANDSTEDE bestimmt.

„ 2. *Cenomyce fimbriata* (L.) Fr. var. *apolepta* Ach forma *coniocraea*, vom Grunde eines Eichenstammes.

Tafel III.

Fig. 1. *Cenomyce fimbriata* (L.) Fr. var. *prolifera* Retz., unter einem Heidestrauch am Dortmund-Ems-Kanal bei Münster i. W.

„ 2. *Cenomyce chlorophaea* Flörke, aus einem Tannenkamp bei Rostrup unweit Zwischenahn in Oldenburg von SANDSTEDE gesammelt.

„ 3. *Cenomyce pleurota* (Flörke) vom Kehnmoor im Oldenburgischen, durch SANDSTEDE gesammelt.

„ 4. Dieselbe Art in einer unter Heide gewachsenen Schattenform, bei Kyllburg in der Eifel von mir aufgenommen.

„ 5. *Cenomyce coccifera* (L.) var. *stemmatina* Ach. von Porphyrblöcken bei Paneveggio in Südtirol aus 1500 *m* Höhe.

Tafel IV.

Fig. 1. *Cenomyce macilenta* Hoffm. var. *styracella* (Ach.) vom Kehnmoor in Oldenburg, von SANDSTEDE gesammelt.

„ 2. *Cenomyce Flörkeana* (Fr.) var. *intermedia* Hepp aus einem Fichtenwalde bei Daun von mir gesammelt, von SANDSTEDE bestimmt.

4. F. Brand: Über Membran, Scheidewände und Gelenke der Algengattung Cladophora.

Mit Tafel V.

Eingegangen am 2. September 1907.

In den sechs Jahren, welche seit Veröffentlichung meines Aufsatzes „Über einige Verhältnisse des Baues und Wachstums von *Cladophora*“[1]) verflossen sind, habe ich diese Fragen nicht aus dem Auge verloren, sondern sie bei jeder günstigen Gelegenheit weiter verfolgt, und zwar in letzter Zeit mit besonderer Berücksichtigung der in der Überschrift bezeichneten Punkte.

Manchem Leser dürfte es auffallend erscheinen, dass über die Membran dieser schon so lange bekannten Gattung, deren Formen sich überdies nicht in allzu geringen Dimensionen bewegen, immer noch etwas zu sagen sei.

Deshalb möchte ich zunächst hervorheben, dass die Membranverhältnisse bei *Cladophora* komplizierter zu sein scheinen, als bei den meisten anderen Algen, und dass sich an der bekannten Veränderlichkeit dieser Pflanzen auch ihre Zellhäute in erheblichem Maasse beteiligen; dies nicht nur infolge der cyklischen Veränderungen, sondern auch nach accidentellen äusseren Einflüssen, welche schon an den Standorten eintreten können, in Zimmerkulturen sich aber immer bemerklich machen.

Daher ist die Membran von solchen Exemplaren, welche einige Zeit lang in beschränktem Raume kultiviert waren, niemals vollständig normal, sondern zeigt auch bei makroskopisch gesundem Aussehen der Pflanzen im Mikroskop immer zum mindesten kleinere Unregelmässigkeiten; so z. B. allgemeine oder partielle Verdickung, Störungen der Scheidewandbildung, sowie Veränderungen, welche durch pathologische Durchwachsungen oder das Absterben einzelner

1) Botan. Centralblatt, Beiheft. X, 1901, S. 481 u. f.

Thallusabschnitte mit darauffolgender Regeneration und dergleichen hervorgerufen werden können.

Durch das fortwährende Bedürfnis nach frischem Materiale, welches meist nur schwer, oft aber gar nicht zu befriedigen ist, wird aber das Studium der normalen Verhältnisse erheblich verzögert. Durch diese Schwierigkeit dürfen wir uns jedoch nicht verleiten lassen, auf das Verfahren älterer Autoren zurückzufallen, welche oft ganz verschiedene Zustände der Alge: frische und kultivierte, jugendliche und abgelebte, normale und pathologische, ohne Berücksichtigung dieser Verschiedenheit verglichen haben und dadurch nicht nur in systematischen, sondern auch in allgemeinen Fragen zu unrichtigen Anschauungen gekommen sind.

In Folgendem beabsichtige ich nicht eine erschöpfende Zusammenstellung, sondern nur eine Ergänzung dessen, was zur Zeit meiner letzten Arbeit über unser Thema bekannt war. Ich setze deshalb die Kenntnis der wichtigeren Literatur, auf welche in meinen früheren Arbeiten schon hingewiesen ist, in der Regel voraus, und werde nur insoweit auf sie zurückgreifen, als zum Verständnis des ganzen und zur Angliederung von Berichtigungen oder Zusätzen erforderlich ist.

Allgemeines über Struktur der Membran.

Nach übereinstimmender Angabe der Autoren ist die Membran erwachsener Zellen „lamellös" oder „geschichtet". Bezüglich der spezielleren Auffassung dieses Verhältnisses herrscht aber nicht die gleiche Übereinstimmung und vor STRASBURGER[1]) waren die genannten Begriffe nicht einmal bestimmt definiert.

Dieser Autor unterscheidet nun in anerkennenswerter Weise zwischen Lamellen und Schichten. Als „Lamellen" bezeichnet er „soweit tunlich": primäre Bildungen, wie sie unmittelbar aus dem Plasma hervorgehen, als „Schichten" aber: gegeneinander besonders abgegrenzte Komplexe solcher einheitlichen Gebilde, und hält für alle Fälle daran fest, dass Lamelle ein der Schicht untergeordneter Begriff ist.

Da die Beschaffenheit einer primären Lamelle bis jetzt noch nicht mit genügender Sicherheit festgestellt ist, werden wir STRASBURGER's Definition in dem Sinne acceptieren, dass wir *einen gewissen Komplex von solchen Membranblättern*, welche in

1) STRASBURGER, Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Jena 1882, S. 6.

ihrem Verlaufe und in ihrem optischen Verhalten übereinstimmen, welche auch unter sich in festerem Zusammenhange stehen, als mit der Nachbarschaft und somit eine Art von selbständiger Gemeinschaft darstellen, als Schicht auffassen, alle in dieser Schicht erkennbaren Teilblätter aber als Lamellen bezeichnen, ohne damit behaupten zu wollen, dass sie sicher primärer Natur und absolut nicht weiter teilbar seien. Nebstdem werden wir auch jedes selbständige Membranblatt, an welchem sich keine Unterabteilung nachweisen lässt, als Lamelle auffassen.

Die unbestimmten Ausdrücke „Blätter“ oder „Lagen“, werden wir da gebrauchen, wo der Charakter gewisser Membranbestandteile nicht näher bestimmt werden soll oder kann.

An Keimpflanzen und jungen Spitzenzellen, welche als unfertige Gebilde anzusehen sind, ist noch keine Schichtung im Sinne STRASBURGER's vorhanden, da hier die künftigen zwei Membranschichten nur durch je ein Blatt repräsentiert sind, an welchem sich zunächst noch keine Lamellen erkennen lassen. Diese zwei Blätter bilden zusammen keine Schicht, da sie nach Beschaffenheit und Verlauf verschieden sind; sie müssen vielmehr als zwei selbständige Lamellen aufgefasst werden, und die Membran ist demnach in diesem Stadium zwar lamellös, aber noch nicht geschichtet. Die Schichtung tritt erst nach voller Entwicklung der Zelle auf, und KÜTZING's[1]) Angabe, dass die *Cladophora*-Membran „aetate majori lamellosa“ sei, trifft in unserem Sinne nur dann zu, wenn wir „lamellosa“ mit „geschichtet“ übersetzen.

Nebst dieser an allen ausgereiften *Cladophora*-Zellen vorhandenen Schichtung ist an gewissen Arten und zu gewissen Zeiten noch eine weitere Struktur zu bemerken, nämlich die Faserstruktur.

Über diese Struktur habe ich nach meiner ersten Mitteilung[2]) noch weitere Untersuchungen vorgenommen und gebe deren Resultate hier in Form einiger Thesen.

1. Wenn die Schichtung der Membran vollständig entwickelt ist, dann differenzieren sich in den Lamellen (exklusive Decklamelle) gewisser Arten feinste Fasern (Fibrillen Ag.); nebstdem unter Umständen auch stärkere Fasern, welche aus Fibrillen zusammengesetzt scheinen. An jungen Zellen ist noch keine Faserung nachzuweisen, diese Struktur ist demnach eine sekundäre Erscheinung.[3])

1) KÜTZING, Spec. Alg., S. 387.

2) F. BRAND, Über die Faserstruktur der *Cladophora*-Membran (Ber. der D. Bot. Ges. 1906, S. 64 u. f.).

3) Auch bezüglich der in der Gallerte mancher Cyanophyceen vorkommenden

2. Wo die Fibrillen der Lamellen sich abwechselnd kreuzen, betrifft diese Erscheinung nicht nur „relativ innere" Blätter (STRASBURGER), sondern auch die Aussenschicht, wie CORRENS richtig angegeben hat.
3. Bei gewissen Arten, wie *Cl. (Aegagr.) Montagnei* Kütz., *Cl. (Aegagr.) trichotoma* Kütz., *Cl. hospita* Mert. und *Cl. intertexta* Collins, treten gekreuzte Fibrillen relativ frühzeitig auf und sind leicht nachzuweisen.
4. Bei den hydrophilen Formen: *Cl. fracta* inkl. *crispata* und *Cl. glomerata* ist Streifung nur an den ältesten Zellen zu erkennen, und die Fibrillen sind schwer zu isolieren.
5. An solchen Membranen, deren Streifenkreuz schräg gestellt ist, umziehen die Fibrillen der Aussenschicht spiralförmig den ganzen Faden, jene der Innenschicht jede einzelne Zelle, und die Längsstreifen, welche den optischen Längsschnitt der Lamellen anzeigen, lösen sich unter starken Objektiven in zahllose Überschneidungspunkte der Fibrillenspiralen auf.[1])
6. Die engen und relativ kurzen Faserspiralen,[2]) welche bisweilen im Gefüge der Membran erscheinen und auf den ersten Blick neben der Schichtung schwer verständlich sind, stellen Kunstprodukte dar. Sie treten nur an solchen Stellen auf, an welchen die Membran schon vor der Maceration leicht verletzt oder gedrückt worden war, oder an welchen ihr Gefüge von vornherein locker ist, wie an den Gelenklamellen.

   Diese Spiralen haben demnach dieselbe Bedeutung, wie jene unregelmässige Kräuselung, welche durch starke Quetschung des macerierten Präparates entsteht (l. c. S. 68); sie beruhen ebenso wie letztere auf einem besonderen physikalischen Verhalten der mechanisch aus ihrem Verbande gelösten Fibrillen oder Fibrillenkomplexe und weisen ganz besonders auf die Selbständigkeit dieser Gebilde hin.
7. Die ersten Verfechter der Faserung — insbesondere MEYEN — hielten diese Struktur für primär. Diese irrige Annahme scheint in erster Linie den Widerspruch MOHL's und seiner Nachfolger gegen die Faserstruktur hervorgerufen zu haben.

Streifung konnte ich (Der Formenkreis von *Gloeocapsa alpina* in Botan. Centralbl. 1900, S. 20) für einige Fälle konstatieren, dass diese Erscheinung sekundärer Natur ist.

1) l. c. Taf. IV, Fig. 1 und 2. Die Vergrösserung dieser Figuren ist irrtümlich nur nach Objektiv und Okular berechnet worden. In Wirklichkeit wurde sie aber durch den Zeichenapparat bis etwa 1000 : 1 gesteigert.

2) l. c. Fig. 1 in der Mitte und Fig. 2 links.

Decklamelle.

Nachdem ich diese äusserste Hülle der *Cladophora*-Zelle schon früher[1]) als eigenartiges Gebilde kurz beschrieben habe, bin ich nunmehr in der Lage, jene Angaben verbessern und erweitern zu können.

Es ist wohl nicht zu bestreiten, dass dieses Blatt einen Ersatz für jene Schleim- oder Gallerthüllen darstellt, welche viele andere Algen besitzen; dagegen möchte ich feststellen, dass es in seinen physikalischen und chemischen Eigenschaften mit keiner dieser Hüllen übereinstimmt und deshalb eine besondere Benennung[2]) erheischte.

An jungen Spitzenzellen ist die Decklamelle durchsichtig und glatt. Früher oder später — je nach der Beschaffenheit des Wassers — trübt sie sich durch Einlagerungen und wird, während sie an Dicke zunimmt, später durch amorphe Auflagerungen rauh.

Meine frühere Angabe, dass sie durch Congorot tingierbar sei, muss ich einschränken. Es hat sich herausgestellt, dass sie sich in jungem und absolut reinem Zustande nicht färbt, sondern erst dann, wenn sie mit den eben erwähnten fremden Stoffen belastet ist. Deutliche Tinktion einer reinen Decklamelle ist mir überhaupt noch mit keinem Farbstoffe gelungen; auch durch Jodlösung wird sie nicht gelb gefärbt.

Dagegen hebt sich in schwacher Methylenblaulösung der Inhalt jener wasserhellen Blasen,[3]) welche nach Zusatz von Essigsäure aufschiessen, durch deutliche Blaufärbung von der Umgebung ab. Rein wässeriger Inhalt könnte nur den Farbenton der Immersionsflüssigkeit annehmen, würde sich also optisch nicht differenzieren. Es

1) F. BRAND, Über einige Verhältnisse des Baues und Wachstums von *Cladophora*. Botan. Centralbl., Beihefte X, 1901, S. 484 (4 des Sep.) u. f

2) Für die dünne äusserste Hülle verschiedener Algen ist die Bezeichnung „Cuticula“ im Gebrauch. Eine bestimmte Definition dieses Wortes in Anwendung auf die Algen existiert aber nicht und kann nicht wohl existieren, da die Membranen der verschiedenen Gattungen nicht übereinstimmend gebaut sind und ihre äusserste Lage deshalb nicht überall dieselbe Bedeutung hat. Deshalb habe ich auf diesen Namen verzichtet und führe nur als Beispiel an, dass jenem Blatte, welches STASBURGER bei *Spirogyra* als Cuticula bezeichnet, in morphologischem Sinne nicht die Decklamelle, sondern die Aussenschicht von *Cladophora* entsprechen würde.

3) Vgl. unsere Fig. 1. Hier möchte ich unter Hinweis auf die Eingangs erwähnte Empfindlichkeit unserer Pflanzen bemerken, dass an irgendwie geschädigtem und allgemein an kultiviertem Materiale die Ablösung der Decklamelle oft nicht so prompt zu erzielen ist.

müssen diese Blasen deshalb nebst dem Wasser noch einen weiteren Stoff enthalten.

Für letztere Annahme spricht auch der Umstand, dass reines Glycerin die Blasen nur langsam und nicht vollständig zum Verschwinden bringt. Auf neuen Zusatz von Wasser erheben sie sich wieder.

Aus diesen Vorgängen möchte ich schliessen, dass zwischen Decklamelle und Membran ein kolloidaler, stark quellbarer Stoff vorhanden ist. Wir wissen ja, dass solche Substanzen unter Umständen ganz ungemessene Mengen Wassers aufnehmen können.

An günstigem Materiale gelingt es in der Tat nicht selten, diese Zwischensubstanz durch starke Vergrösserung der lebenden Zelle zur Ansicht zu bringen, wie schon aus einer Figur von STRASBURGER[1]) hervorgeht.

Eine derartige Blasenbildung an der äussersten Zellhülle ist meines Wissens noch bei keiner anderen Grünalge beobachtet worden und auch aus dem Gebiete der Algen überhaupt ist mir nur ein einziger ähnlicher Fall zur Kenntnis gekommen. Auf der Blaualge *Microcoleus nigrescens* sah nämlich GOMONT[2]) nach Einwirkung von JAVELLE'scher Lauge Blasenbildung entstehen.

Eine zweite Beobachtung, welche an unseren Fall erinnert, führt uns in das Reich der Phanerogamen. H. SCHENK[3]) gibt an, dass an den Höckern vieler Pflanzenhaare zwischen Cuticula und Celluloseschichten eine in Wasser nicht, wohl aber in Salz- und Salpetersäure quellbare, wahrscheinlich harzartige Substanz auftrete, welche die Cuticula bei der Quellung abhebe.

In relativ seltenen Fällen hebt sich die Decklamelle hier und da auch spontan in Form von rundlichen Blasen ab, wie MÖBIUS[4]) an einer interessanten Kulturform gefunden hat. An derselben Form bildete sie an einzelnen Stellen auch ringförmige Falten.

Bezüglich des Dickendurchmessers der Decklamelle habe ich nachzutragen, dass er durch die Bedingungen des Standortes beeinflusst zu werden scheint, sowie, dass er an jungen Spitzenzellen von *Cl. glomerata* oft nur $^1/_4$ μ beträgt und erst nach der Einwirkung von Essigsäure gegen $^1/_2$ μ erreicht. Es quillt also nicht nur die

1) STRASBURGER, Zellbildung und Zellteilung. Jena 1880. Taf. XIII, Fig. 21. Im Texte ist diese Lamelle aber nicht erwähnt

2) GOMONT, Recherches sur les enveloppes cellulaires des Nostocacees. Bull. Soc. Bot. de France 1888, t. 35, p. 219, pl. III, Fig. 14.

3) H. SCHENK, Unters. über die Bildung von centrif. Wandverdickungen an Pflanzenhaaren und Epidermis. Dissertation, Bonn 1884.

4) M. MÖBIUS, Algologische Beobachtungen usw. Elfte Mitteilung aus dem Botan. Garten in Frankfurt a. M. Hedwigia XLVI, S. 282, Fig. 2, II, und S. 283, Fig. 3, III.

Zwischensubstanz, sondern auch die Lamelle selbst, wenn auch in geringerem Grade.

Mit dem Alter der Zelle nimmt auch die Dicke der Decklamelle zu, doch ist im speziellen Falle schwer zu entscheiden, welcher Anteil an dieser Zunahme der Lamellensubstanz, und welcher den Ein- und Auflagerungen zukommt. Schliesslich können sogar Inkrustationen auftreten. Deutliche Schichtung oder sonstige Struktur konnte ich an der Lamelle selbst niemals nachweisen.

Schichten der Membran.

Auf Anlass jener Literaturangaben, welche der *Cladophora*-Membran eine unbestimmte Anzahl von Schichten zuschreiben, muss ich zunächst wiederholt feststellen, dass der eigentlichen Membran normaler Zellen auch dann, wenn sie durch das Alter erheblich verdickt ist und eine grosse Anzahl von Lamellen besitzt, niemals mehr als zwei Schichten im Sinne STRASBURGER's zukommen.

Wo dennoch eine grössere Anzahl von Schichten vorhanden ist, da liegen keine normalen Verhältnisse, sondern Durchwachsungen[1]) vor. Dieser Vorgang kommt nämlich bei *Cladophora* viel häufiger vor, als mir früher bekannt war, und alle Fälle von Plasmaeinschluss zwischen den Membranblättern, welche mir in den letzten Jahren vorgekommen sind, liessen sich bei genauer Untersuchung auf diesen Prozess zurückführen.

Allerdings ist das tatsächliche Verhältnis oft nur schwer zu erkennen, weil die Membranen solcher Zellen an und für sich wenig transparent und nebstdem meistens äusserlich verunreinigt sind; Reinigung durch Essigsäure greift aber ihr Gefüge leicht an und macht das Bild wiederum undeutlich.

Sodann können accidentelle Spalten, welche — insbesondere an senilen Zellen — bisweilen in kleinerer oder grösserer Aus-

1) Eine erschöpfende Besprechung dieses Prozesses würde hier zu weit führen. Ich beschränke mich deshalb auf den Hinweis, dass bisweilen ein und dieselbe Zelle wiederholt, oder sogar gleichzeitig mehrfach durchwachsen wird. In letzterem Falle verlaufen die Schläuche nebeneinander, wie aus der Figur der „intracuticulären Verstärkungsrhizinen" ersichtlich ist, die WILLE (ENGLER, Pflanzenfamilien I, 2, Fig. 76, S. 115) im Querschnitte darstellt. In Fällen ersterer Art pflegen sie aber ineinander geschachtelt zu sein, wodurch dann die Zelle eine eminent dicke und eine Mehrzahl von Schichten enthaltende Membran erhalten kann. Schliesslich können Durchwachsungsschläuche auch zwischen Innen- und Aussenschicht der passiven Zelle vordringen, und das Schichtungsverhältnis wird dann besonders unklar.

dehnung zwischen den Schichtlamellen auftreten, für Anzeichen weiterer Schichtung gehalten werden.

Ob solche sekundäre Spaltungen durch die Naturkräfte oder durch künstliche Einwirkungen entstanden sind, lässt sich nicht immer entscheiden. Soviel habe ich sicher beobachtet, dass sie bisweilen durch den Druck des Deckglases und insbesondere durch Abbiegen der Fäden bei der Präparation entstehen, und zwar am häufigsten an aufgeweichten Exsikkaten, auf welche Säuren eingewirkt hatten.

Im übrigen wird von anderen Membranen angenommen, dass Flächenspaltung an den Längswänden spontan zustande kommen könne, und STRASBURGER[1]) führt z. B. die Membranspalten von *Caulerpa* auf nachträgliche Gewebespannungen zurück. Auf mehr oder weniger spontane Weise scheinen auch bei *Cladophora* jene Spaltungen zu entstehen, welche gelegentlich im oberen Bereiche alter Gelenke vorkommen (Fig. 5 und 6). Hiervon wird später die Rede sein, und es werden sich auch Tatsachen ergeben, aus welchen zu schliessen ist, dass die Gelenkbildung im Grunde auf jener lokal beschränkten, normal physiologischen Spaltung der Innenschicht basiert, welche bei Gelegenheit der Querwandbildung eintritt.

Untersuchen wir aber jüngere, normal vegetierende und noch nicht durch Auflagerungen oder Epiphyten verunreinigte Abschnitte von *Cl. glomerata* frisch vom Standorte weg in reinem Wasser, so finden wir die zwei Schichten der eigentlichen Membran deutlich unterschieden, indem die äussere über die Ränder der Scheidewände hinwegläuft und gleichmässig den ganzen Faden überzieht, wie die Scheide ein *Scytonema*, während die innere die einzelne Zelle vollständig umschliesst -- vorausgesetzt, dass kein unfertiges Septum vorhanden ist — und gleichsam eine Spezialhülle der Zelle darstellt. Letztere Schicht erscheint glashell, während die Aussenschicht immer dunkler ist, und zwar an jungen Zellen von grauer, später von schwach gelblicher oder bräunlicher Farbe. Auch an Zellen, welche durch Insolation abgestorben und vollständig ausgebleicht sind, lässt sich die Schichtung und Lamellierung oft ohne weiteres sehr deutlich erkennen.

Noch schärfer als in reinem Wasser unterscheiden sich die Schichten in verschiedenen Salzlösungen, während sie durch das starke Lichtbrechungsvermögen des Glycerins undeutlicher werden. Durch Schwefelsäure und bis zu einem gewissen Grade sogar durch Essigsäure wird die Membran leicht angegriffen und ihre Lagen er-

---

1) STRASBURGER, Bau und Wachstum der Zellhäute, S. 7 u. 8.

scheinen dann weniger scharf begrenzt, während sie ziemlich starker Chrom- und Salpetersäure längeren Widerstand leistet.

Durch künstliche Färbung mit den gebräuchlichsten Farbstoffen lässt sich kein stabiler Unterschied zwischen den zwei Schichten erzeugen, denn diese Stoffe wandern fast alle langsamer oder schneller von einer Lage zur anderen und schliesslich, nach dem Absterben der Zelle, ins Protoplasma. Dabei tritt dann — insbesondere durch Methylenblau — vorübergehend die Abgrenzung der Schichten zu Tage, indem sich zuerst die Aussenschicht, dann die Innenschicht färbt und zu einem gewissen Zeitpunkte ihre Kontaktflächen als dunkle Linien erscheinen.

Relativ am dauerhaftesten färben Safranin und Hämatoxylin, ganz besonders aber Rutheniumrot. Da letzterer Stoff bei längerer Einwirkung beide Schichten ziemlich gleichmässig färbt, so ist nach der zur Zeit geltenden Auffassungsweise anzunehmen, dass beide grossenteils aus Pektinstoffen bestehen. Mit dieser Annahme stimmen auch die weiteren Tatsachen überein, dass durch Congorot nur sehr schwache Färbung zu erzielen ist und dass, wie ich schon früher (l. c.) angegeben habe, die gewöhnlichen Cellulosereaktionen nicht prompt eintreten.

Zusammenhang der Membranbestandteile.

Die Frage nach der gegenseitigen Verbindung der Membranblätter ist deshalb von einiger Bedeutung, weil zur Erklärung der Gelenkbildung schon eine mechanische Flächenverschiebung der Schichten angenommen wurde, sodann auch aus dem Grunde, weil in der Literatur schon von spontaner Abblätterung einzelner Bestandteile die Rede war.

Bezüglich dieser Abblätterungen habe ich schon früher (l. c.) angegeben, dass sie nur die Decklamelle betreffen. Diese Lamelle haftet mit zunehmendem Alter zunächst immer fester und ihre Ablösung ist dann nur durch stärkste Säuren oder SCHULTZE'sche Maceration zu erzielen. Nur an solchen Zellen, welche bereits dem Verfalle entgegengehen, löst sie sich bisweilen spontan, oder vielleicht unter dem Einflusse zufälliger mechanischer Einwirkungen stellenweise von der Zelle ab. Sie ist da immer mit Auflagerungen bedeckt, erscheint dadurch verdickt und kann wohl schon für eine Membranlage gehalten worden sein (vgl. z. B. unsere Fig. 5)

Die zwei Abbildungen von vermeintlicher Membranabblätterung, welche mir aus der Literatur bekannt sind, nämlich eine Figur von

Pringsheim[1]) und eine solche von De Wildeman[2]) deute ich in diesem Sinne, da mir Ablösung von Bestandteilen der eigentlichen Membran bisher nur unter der Einwirkung von konzentrierter Schwefelsäure kurz vor vollständigem Zerfalle der Zelle vorgekommen ist.

Dass eine lokale Flächenspaltung auch zwischen den Lamellen der Membran vorkommen kann, ist schon im vorigen Abschnitte erwähnt. Zur vollständigen Ablösung ganzer Blätter kommt es aber dabei niemals, denn die *Cladophora*-Membran neigt nicht so zu diesem Vorgange, wie jene von *Trentepohlia*,[3]) sondern verfällt eventuell schliesslich gleichmässiger Auflösung.

Wie schon aus unserer Begriffsbestimmung hervorgeht, sind die Schichten allerdings weniger fest unter sich verbunden, als ihre Lamellen.

Drückt man mittelst einer Nadel auf einen in lebhafter Vegetation unter dem Deckglase liegenden *Cladophora*-Faden, so platzen an der gedrückten Stelle nebst den Spitzenzellen auch manche interkalare Zellen, und zwar letztere meist an den Querwänden. Erfolgt dieser Durchbruch nicht zentral, sondern in der Peripherie des Septums, so sieht man oft, wie der Inhalt der einen Zelle die Innenschicht der Nachbarzelle von der Aussenschicht abhebt und zwischen beiden Schichten vordringt, während niemals ein Eindringen zwischen die einzelnen Lamellen der Schichten erfolgt. Derselbe Fall tritt auch nicht selten bei Durchwachsungen ein. Bei stärkerer Quetschung kann die Innenschicht auch auf grössere Strecken von der Aussenschicht abgelöst werden und sich dann der Länge nach in verschiedener Weise einfalten.

An aufgeweichten Exsikkaten aber, sowie auch an frischem Materiale, welches mit starker Salz-, Chrom- oder Salpetersäure behandelt war, gelingt es sogar bisweilen einzelne Zellen samt ihrer Innenschicht aus der durchschnittenen oder geborstenen Aussenschicht wie aus einer Scheide herauszupressen.

---

1) Pringsheim, Unters. über den Bau und die Bildung der Pflanzenzelle. Berlin 1854. Taf. I, Fig. 12 Die Ablösung ist hier durch Essigsäure erzielt worden.

2) De Wildeman, Notes sur quelques Algues. La Notarisia VI, 1891, Tab. 15, Fig. 2d. Aus der hier aufgetretenen Continuitätsstörung schliesst der Verf. auf intercalares Wachstum der Zelle.

3) Bei gewissen Arten von *Trentepohlia* zerspaltet sich die altersschwache Membran häufig in Schuppen, Blätter oder sogar in Längsfasern (*Trentepohlia aurea*). Letztere haben bei schwacher Vergrösserung bisweilen einige Ähnlichkeit mit Rhizoiden. Wirkliche Rhizoiden habe ich noch bei keiner *Trentepohlia*-Art entdecken können.

Trotzdem besteht kein Anlass zu der Annahme, dass an der lebenden Pflanze eine ähnliche mechanische Verschiebung zustande kommen könne. Das Experiment zeigt vielmehr, dass hier eine Veränderung der gegenseitigen Lage von Innen- und Aussenschicht nur durch Abschälung, und zwar nur an beschränkten Stellen bewirkt werden kann.

Unter der Einwirkung verschiedener Reagentien, bisweilen schon durch schwache Essigsäure, am sichersten aber durch eine Lösung von Pikrinsäure in Glycerin, kontrahieren sich die Protoplasten eines lebenden *Cladophora*-Fadens. Die Zellen verhalten sich dabei aber nicht nach dem Muster jener von *Scytonema*, welche sich unter ähnlichen Verhältnissen in die Scheide zurückziehen, sondern bleiben vollständig in ihrer Lage. Dagegen spalten sich manche Querwände. Die Querwand der Spezialhülle wird hiermit frei, und diese Hülle könnte sich samt dem Protoplasten kontrahieren, wenn sie seitlich nicht mit der Aussenschicht verbunden wäre. Zunächst folgt aber nur die Querwand dem Zuge des zurückweichenden Protoplasmas, so dass eine konkave Einsenkung des Zellendes resultiert.[1]) Wo dieser Zug einen höheren Grad erreicht, zieht er auch den anstossenden Teil der Längswände in Mitleidenschaft, indem er hier die Spezialhülle (i. e. Innenschicht) ein kleines Stück weit von der Aussenschicht abschält. Aus unserer Fig. 9 ist ersichtlich, dass es hierzu einer relativ erheblichen Spannung bedarf. Dieses Bild scheint mir schon für sich allein die Existenz einer mindestens klebrigen Verbindung zwischen Innen- und Aussenschicht zu beweisen und die Möglichkeit einer Gleitbewegung auszuschliessen. Im übrigen habe ich schon früher (l. c.) gezeigt, dass gar kein Bedürfnis nach Annahme einer solchen Bewegung vorliegt.

Wachstum der Membran.

In Folgendem soll nicht die ganze Frage des Membranwachstums aufgerollt, sondern es soll nur gezeigt werden, dass dieser Prozess bei unserer Gattung nicht nach einem einfachen Schema verläuft, sondern dass er vielmehr ziemlich komplizierter Natur zu sein scheint.

Bezüglich des Flächenwachstums der *Cladophora*-Membran ist zu entscheiden, ob es allseitig vonstatten geht, oder ob es auf den obersten Teil der Zelle beschränkt ist; ferner fragt es sich, ob hier-

---

1) Aus unbekannten Gründen ist das nicht bei allen Zellen der Fall.

bei, sei es an der Spitze oder im Bereiche der Seitenwände, Sprengung der ältesten Membranlagen stattfindet.

Von diesen Fragen lässt sich nur die letzte durch direkte Beobachtung beantworten. Breiten wir einen Endast von gesund vegetierender *Cladophora* auf dem Objektträger aus, so zeigt sich unter genügender Vergrösserung, dass die Blätter der Zellhäute überall von gleicher Dicke sind und auch überall parallel verlaufen, so dass an jene trichterige Struktur der Spitzenkappe, welche z. B. von *Bornetia* angegeben wird, hier nicht gedacht werden kann.

An gewissen anderen Exemplaren von *Cladophora*, bei welchen unreines Aussehen und Verdickung der Membran sowie das Vorkommen von erkrankten oder abgestorbenen Zellen darauf hinweisen, dass sie schon einen längeren Kampf ums Dasein hinter sich haben, findet man dagegen bisweilen scheinbare Spitzenzellen, deren Struktur entfernt an jene von *Bornetia* erinnert. Der Quermesser der Zelle, sowie die Dicke der Membran sind aber hier merklich grösser, als bei den eigentlichen primären Spitzenzellen, denn es handelt sich lediglich um regenerierte Stümpfe[1]) einer zerstörten Terminalverzweigung

Sprengung älterer Membranlagen,[2]) wie solche von den Spitzen bei *Bornetia* und *Trentepohlia* sowie den Seitenwänden von *Callithamnion* usw. beschrieben sind, wird durch die normalen Wachstumsvorgänge bei *Cladophora* aber niemals erzeugt.

Es findet sich auch die Angabe, dass die Diatomeen-Bedeckung, welche an dicken *Cladophora*-Zellen oft vorhanden sei, in der Mitte der Zellen häufig aussetze und daraus wird gefolgert, dass die mittleren Teile jüngeren Datums seien. Hiergegen ist jedoch zu bemerken, dass das erwähnte Verhältnis durchaus nicht so regelmässig gefunden wird, um daraus Schlüsse auf den Wachstumsmodus ziehen zu können. Im übrigen waren in den von mir beobachteten derartigen Fällen immer Äste vorhanden. Die Zweigwinkel bieten aber den Epiphyten günstigere Ansatzpunkte, als die anderen Teile der Zelloberfläche und die Diatomeen breiten deshalb ihre Bestände von da her auf die Umgebung aus.

1) Solche Stümpfe hat schon ROSENVINGE (Om nogle Vaextforhold etc. Botanisk Tidskrift 1893, p 48, F. 15) beobachtet und nachgewiesen, dass an ihnen jene Abzweigungsformen entstehen können, welche früher für echte Dichotomieen gehalten worden sind (l. c. Fig. 14).

2) Bei *Vaucheria* hat REINHARDT (Plasmolytische Studien in Bot. Unters. SCHWENDENER dargeb. 1899, S. 438 und 439) bei gleichmässig schnellem Wachstum keine Spur von Spitzensprengung entdecken können, und glaubt, dass auch bei anderen Siphoneen die Sprengung nur ein Ausnahmefall ist. In bezug auf *Trentepohlia Jolithus* vermisse ich bei CORRENS (Zur Kenntnis der inneren Struktur usw., in ZIMMERMANNS Beiträgen I, 1893, S. 297) die bestimmte Angabe, dass Membransprengung auch an jungen Zellen vorkomme.

Dagegen kommen im Verlaufe alter *Cladophora*-Fäden einzelne Stellen vor, an welchen eine Art von kurzem Membrantrichter und bisweilen auch eine Kontinuitätsstörung der Aussenschicht vorhanden sind. Wie wir später sehen werden, liegen hier obsolete Gelenke vor.

Einer direkten Entscheidung der anderen Frage: ob das Flächenwachstum auf den obersten Teil der Zelle beschränkt sei, stehen das langsame Wachstum und die grosse Kulturempfindlichkeit unserer Gattung im Wege, da unter diesen Verhältnissen Markierung einzelner Stellen mit nachfolgenden Messungen nicht zum Ziele führen konnte. Wir müssen deshalb dem Probleme auf Umwegen beizukommen suchen.

Üben wir mit der Nadel einen mässigen Druck auf das vorbezeichnete Präparat aus, so platzen die Zellen entweder an den Spitzen oder an den Querwänden und nur bei stärkerem Drucke auch an der Seite. Ausschliesslich an Spitzen oder Querwänden platzen sie aber nach Zusatz von 5—10 pCt. Essigsäure.

Plasmolysieren wir eine Spitzenzelle, so löst sich das Plasma von der Seitenwand glatt ab, während es an der Spitzenkappe fester haftet, und sich bei der Retraktion des Protoplasten von hier aus oft in lange Fäden auszieht, wie NAEGELI[1]) schon abgebildet hat. Den Angaben dieses Autors habe ich nur beizufügen, dass dieselbe Erscheinung bisweilen auch von den Querwänden ausgeht.

Durch Schnellfärbung[2]) mit 0,005 prozentiger Lösung von Mythylenblau endlich, färbt sich die Spitzenkappe sofort intensiv, während die Seitenwände den Farbstoff erst später und in schwächerem Grade annehmen (vgl. unsere Fig. 1). Die Färbung ist in der Mitte am dunkelsten und nimmt nach der Peripherie zu allmählich ab. Gleichzeitig mit der Spitzenkappe färben sich auch die jungen Scheidewände, welche noch im Wachsen begriffen sind, ebenso schnell und intensiv.

Nachdem wir nun gesehen haben, dass die Spitze der Zellhaut in Bezug auf geringere Widerstandsfähigkeit gegen mechanische und chemische Einflüsse sowie auf festeren Zusammenhang mit dem Protoplasma und grössere Empfänglichkeit für gewisse Farbstoffe in gleicher Weise von dem übrigen Teile der Membran abweicht, wie die lebhaft wachsenden jungen Septa, so dürften wir wohl berechtigt

---

1) NAEGELI und CRAMER, Pflanzenphysiol. Unters. Zürich 1855. 1. Heft, Taf. IV, Fig. 2.

2) Über diese Methode vgl. BRAND, Über die sogen. Gasvakuolen usw. Hedwigia 1905, S. 15. Für Grünalgen empfehlen sich im allgemeinen schwächere Lösungen, als für Cyanophyceen; im übrigen besteht kein Unterschied und es ist insbesondere auch hier fortgesetzte Beobachtung und rechtzeitige Unterbrechung der Tinktion erforderlich.

sein, auch der Spitzenkappe eine intensivere Wachstumstätigkeit zuzuschreiben.[1])

Es wachsen aber nicht nur die Spitzenzellen, sondern auch die interkalaren Glieder, und ich konnte schon früher[2]) konstatieren, dass nicht nur die Bildung der Zoosporenöffnungen und der Abzweigungen auf einen lebhafteren Stoffumsatz im obersten Ende der Zelle hindeuten, sondern dass der Evektionsvorgang[3]) die Annahme eines beschleunigten lokalen Membranzuwachses in dieser Gegend geradezu erfordert.

Wenn es gestattet ist, auch Analogien zur Unterstützung unserer Annahme beizuziehen, so möchte ich daran erinnern, dass schon für viele andere monosiphone Pflanzengebilde eigentliches Spitzenwachstum festgestellt ist. NAEGELI[4]) gibt ein solches Wachstum für *Caulerpa* und *Bryopsis*, für Pilze, Haare, Pollenschläuche usw. an, STRASBURGER[5]) fand, dass *Spirogyra* u. a. auch reines Spitzenwachstum besitzen kann, HABERLANDT[6]) hat nachgewiesen, dass die Rhizoide von *Marchantia* und *Lunularia* Spitzenwachstum im eigentlichen Sinne besitzen, nachdem er dasselbe schon früher für die Wurzelhaare von Phanerogamen konstatiert hatte. ZACHARIAS[7]) hält dieses Wachstum bei den *Chara*-Rhizoiden für wahrscheinlich und REINHARDT[8]) konstatiert es für Pilzhyphen und bestätigt es später für *Vaucheria*.

Nebst dem eigentlichen Spitzenwachstum müssen wir der *Cladophora*-Membran zugleich ein allseitiges Flächenwachstum zugestehen, da auch ältere Zellen nicht nur in der Länge, sondern — und zwar zu Zeiten vorwiegend — im Umfange zunehmen. Es ist also das Spitzenwachstum nicht der einzige, sondern, wie NAEGELI schon für andere Pflanzen angegeben hat, auch bei *Cladophora*, nur der überwiegende Wachstumsmodus der Membran.

Schwerer ist die Frage zu entscheiden, ob das Flächenwachstum durch Intussusception oder Apposition zustande kommt. Die Mehr-

---

1) In dieser Weise erklärt sich vielleicht auch die Beobachtung von CORRENS (l. c. S. 282, Anm.), dass bei gewissen *Cladophora*-Arten eine nächst der Spitze gelegene Zone unter gekreuzten Nikols umgekehrt reagiert, als sonst.

2) BRAND, Über einige Verhältnisse des Baues und Wachstums, S. 490 (S. 10 Sep.).

3) l. c. S. 491 (11 d. Sep.) und 499 u. f. (19 u. f. d. Sep.).

4) Vgl. REINHARDT, l. c.

5) STRASBURGER, l. c. S. 188.

6) HABERLANDT, Über das Längenwachstum etc. der Rhizoiden von *Marchantia* etc. Österr. Botan. Zeitschrift, 39, 1889.

7) E. ZACHARIAS, Bildung und Wachstum der Zellhaut bei *Chara foetida*. Ber. der deutschen bot. Ges. 1890.

8) M. O. REINHARDT, Das Wachstum der Pilzhyphen. Jahrb. für wiss. Botanik, 23, 1893.

zahl der Autoren scheint sich der Hypothese von SCHMITZ zuzuneigen und anzunehmen, dass vom Plasma fortgesetzt neue Lamellen gebildet, dass diese allmählich nach aussen gedrängt und in der Flächenrichtung ausgedehnt werden. Die Tatsache, dass später innerhalb der Schichten so zahlreiche Lamellen erscheinen können, würde sich allerdings dadurch sehr einfach erklären lassen.

Von keiner Seite ist aber bisher noch der Umstand berücksichtigt worden, dass die Aussenschicht der Membran frei über die Scheidewandansätze hinwegläuft. An diesen Stellen können also unter gewöhnlichen Verhältnissen keine Lamellen von innenher angepresst werden, und dennoch ist diese Schicht hier nicht dünner, sondern ebenso dick, wie im übrigen Verlaufe. Es muss also die Aussenschicht ihr eigenes Wachstum haben. An dieser Tatsache ändert auch der Umstand nichts, dass, wie wir später sehen werden, zu einem bestimmten Zeitpunkte, nämlich während der Scheidewandbildung die Möglichkeit besteht, dass je eine Membranlage von der Innenschicht an die Aussenschicht übergehen kann, weil letztere auch ausserhalb dieser Zeiten an Dicke zunimmt. Das ergibt sich aus folgender Zusammenstellung der mittleren Schichtstärken, welche an jüngeren Zellen derselben Pflanze[1]) von *Cladophora glomerata* vor Eintritt der sekundären Teilungen gemessen wurden.

	Aussenschicht	Innenschicht
Spitzenzelle	0,50 μ	1,00 μ
Zelle vorletzter O. . .	0,75 „	1,50 „
Zelle drittletzter O. . .	1,00 „	1,75 „
Zelle viertletzter O. . .	1,50 „	2,00 „

Wir sehen, die Aussenschicht der ältesten Zelle ist dreimal so stark, als jene der Spitzenzelle. Da aber seit Abgliederung der Spitzenzelle keine weitere Zellteilung stattgefunden hat, kann sie sich nicht durch Anlagerung, sondern nur durch Intussusception verdickt haben. Deshalb fragt es sich auch, ob die zahlreichen Lamellen, welche sich bisweilen in der Aussenschicht alter Zellen finden, sämtlich aus der Innenschicht (infolge sekundärer Zellteilungen) herübergewandert sind, oder ob nicht vielleicht nachträgliche Flächenspaltungen im Spiele waren. Diese Frage harrt zur Zeit noch der Beantwortung.

Dagegen steht ausser Zweifel, dass sich der Innenschicht der Membran — jedenfalls unter gewissen Umständen und zu gewissen Zeiten — neue Lamellen vom Plasma aus anlagern können. Über

1) Die allgemeine Membranstärke ist bei verschiedenen Pflanzen und insbesondere bei solchen von verschiedenen Standorten oft merklich verschieden, auch wenn sie derselben Varietät angehören und sich in gleichem Status befinden.

das weitere Verhalten dieser Lamellen, insbesondere über den grösseren oder geringeren Anteil, welchen sie an der Dickenzunahme der Zellhaut haben, sind wir noch ganz im Unklaren. Jedenfalls scheint aber SCHMITZ dem Turgordruck eine allzu grosse Rolle zugeteilt zu haben; die Zelle könnte nämlich in Rücksicht auf die oben nachgewiesene ungleichmässige Konsistenz ihrer verschiedenen Membranabschnitte bei überwiegend passiver Ausdehnung nicht wohl ihre frühere Form bewahren. Dagegen kann die in der Tat zu beobachtende nachträgliche Verdünnung der adventiven Lamellen ja auch durch aktive Veränderung ihrer Struktur und chemischen Konstitution zustande kommen.

Einen sicheren Beweis dafür, dass Intussusception auch beim Flächenwachstum der Innenschicht nicht ausgeschlossen ist, scheinen mir übrigens die bisweilen im Bereiche dieser Schicht zu beobachtenden lokalen Faltenbildungen zu liefern. Hierüber wolle der nächste Abschnitt verglichen werden.

Falten der Membran und ihrer Blätter.

Die Membran solcher Zellen, welche durch Erkrankung oder Tod ihres Turgors beraubt sind, kann sich im ganzen nach verschiedenen Richtungen falten; hauptsächlich geschieht das aber nach der Längsrichtung.

An turgescenten Zellen aber ist eigentliche Faltung der ganzen Zellhaut ausgeschlossen und es kommen nur mehr oder weniger flache Einsenkungen vor, und zwar ausschliesslich in der Querrichtung. Diese interessieren uns hier nicht, sondern nur jene stärkeren Einschnürungen, welche bisweilen in der Kultur auftreten und gleichfalls nur transversal verlaufen. MÖBIUS[1]) macht mit Recht darauf aufmerksam, dass es sich in vielen Fällen eigentlich um abnorme Auftreibung der Nachbarschaft handelt und die Einschnürung deshalb nur eine scheinbare ist. Dagegen zeigt dieser Autor (l. c. S 286, Fig. 6 II), dass auch wirkliche Einschnürungen vorkommen. In diesen Fällen wurde der Vorgang durch eine faltenartige Einsenkung der Innenschicht eingeleitet, welcher die Aussenschicht dann nachfolgte.

Diese Mitteilung führt uns zu jenen häufigeren Beobachtungen, welche die Faltung einzelner Membranlagen betreffen und sich alle an der lebenden Zelle abspielen. Von diesen müssen wir vorerst jene feinsten „Wellungen“ der Lamellen ausschliessen, von

1) MÖBIUS, l. c. S. 287.

welchen ich in dem zitierten Aufsatze über Faserstruktur annahm, dass sie sich auf die oben erwähnten Fibrillen beziehen. Sodann sind die von MÖBIUS (l. c. S. 283, Fig 3 III) beachteten Querfalten der Decklamelle zu erwähnen.

Was dann übrig bleibt, betrifft lediglich Faltungen der Innenschicht oder eines Teiles ihrer Lamellen. Die hierher gehörigen Fälle verhalten sich ebenfalls in verschiedener Weise, je nachdem die Falten zwischen Innen- und Aussenschicht liegen, oder in das Zelllumen hineinragen. Ersterer Fall kommt nur an den Gelenken vor, und wird im betrffenden Abschnitte zur Sprache kommen.

Die anderen Befunde, bei welchen die Falten centripetal in die Zelle vorspringen, sind nun ihrerseits wiederum nicht gleichartig.

SCHWANN war bekanntlich der Meinung, dass die normale Scheidewandbildung auf Faltung beruhe. Das hat sich nicht bestätigt; dagegen können durch Unterbrechung dieses Prozesses faltenähnliche Gebilde entstehen, und STRASBURGER[1]) fasst die von PRINGSHEIM[2]) abgebildeten „Seitenwandfalten der jüngsten Zellwandschichten“ zum Teil als Verdickungsschichten auf, welche über unfertig gebliebene Seitenwände hinwegliefen. Das mag sich auf die Figuren 20 und 21 beziehen, denn in den Figuren 19 und 22 sind, wie ich trotz der relativ schwachen Vergrösserung zu erkennen glaube, durchwachsene Gelenkreste (vgl. unten) abgebildet. Mögen wir nun das eine oder das andere annehmen, so liegen in PRINGSHEIM's Fällen der Entstehungsweise nach nicht eigentliche Falten vor.

Dagegen scheinen die von RICHTER[3]) in einer Kultur erhaltenen „leistenartigen Vorsprünge“ in der einen Zelle auf wirklicher Faltung jüngerer Lamellen zu beruhen. Es ist das zwar nicht mit voller Sicherheit aus den ungenügend vergrösserten Figuren zu entnehmen, aber analoge Fälle aus meiner eigenen Erfahrung sprechen dafür.

Schon vor Jahren habe ich[4]) in einer Hauskultur von *Rhizoclonium hieroglyphicum*, dessen Membranbau ja mit jenem von *Cladophora* sehr nahe übereinstimmt, einzelne Glieder gefunden, welche noch deutlicher als wie die schon früher von GAY[5]) abgebildeten ähnlichen Formen den Eindruck machten, als sei die Spezialmembran (i. e. Innenschicht) im Längenwachstum der

1) STRASBURGER, l. c. S. 198.

2) PRINGSHEIM, l. c. S. 59 - 60 und Fig. 18—21.

3) A. RICHTER, Über die Anpassung der Süsswasseralgen an Kochsalzlösungen. Flora 1892, S. 50 und Fig. 15, Taf. II.

4) F. BRAND, Kulturversuche mit zwei *Rhizoclonium*-Arten. Botan. Centralbl. 1898, S. 5 des Sep. und Taf. I A.

5) GAY, Recherches sur le développement etc. des quelques Algues vertes. Paris 1894, Tab. IV, Fig. 26—27.

primären Wand (recte: Aussenschicht der Membran) vorausgeeilt und habe sich infolgedessen wurmförmig gekrümmt.

Noch zweifelloser trat wahre Faltenbildung an einzelnen Zellen eines Produktes längerer Hauskultur von *Cladophora glomerata* zu Tage. In diesem Falle war keine Luft durch das Wasser geleitet worden, wie in der erwähnten Kultur von RICHTER, sondern die Alge stand einfach in einem kleinen Glase mit seltenem Wasserwechsel und zeitweise der vollen Sonne ausgesetzt, am Fenster meines Arbeitszimmers. Wo Falten überhaupt vorhanden waren, fanden sie sich nicht im ganzen Umfange der Zelle, sondern waren auf grössere oder kleinere Abschnitte beschränkt, und zwar meistens nur einseitig. Wie aus unserer Fig. 13 ersichtlich ist, lässt sich diese Erscheinung nur durch ein stellenweise excedierendes Flächenwachstum junger Lamellen der Innenschicht erklären.

Scheidewandbildung.

Über den Vorgang der Zellteilung haben schon zahlreiche Autoren berichtet. Bezüglich des Anteiles, welchen die Zellhaut daran nimmt, stimmen die Angaben der meisten Forscher wohl in der Hauptsache, aber nicht in allen Einzelheiten überein. Die Differenzen mögen teilweise von der in unserer Einleitung erwähnten Empfindlichkeit und Veränderlichkeit der Scheidewandanlage herrühren. Diese verändert sich nämlich oft schon während einer nicht allzulangen Beobachtung und nimmt z. B. leicht ein unregelmässiges, knolliges Aussehen an.

KLEBS[1]) hat die höchst interessante Entdeckung gemacht, dass sich *Cladophora* in Zuckerlösungen lebhafter teilt. Ich kann hinzufügen, dass bei meinen Kontrollversuchen dieser Effekt schon in viel schwächeren Lösungen als KLEBS verwendet hat, zu Tage getreten ist. Die in solcher Weise geförderten Teilungen verliefen aber in den ersten Stadien fast niemals ganz normal, sondern zeigten meist gewisse Differenzen von den am Standorte gebildeten gleichen Entwicklungsstufen, so dass künstlich hervorgerufene Zellteilungen von *Cladophora* zum Studium der feineren Vorgänge nicht geeignet erscheinen.

Nun möchte ich auf einige Punkte eingehen bezüglich deren ich mit den zur Zeit herrschenden Anschauungen nicht ganz einverstanden sein kann. Zur Klärung dieser Fragen habe ich mich

---

1) KLEBS, Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Unters. bot. Inst. Tübingen 2, S. 564.

einerseits an ganz frischem, vor allen Schädigungen sorgsam bewahrten Materiale informiert, andererseits habe ich das von früheren Beobachtern noch nicht angewendete Verfahren der Schnellfärbung beigezogen.

Die erste Frage betrifft das bekannte Zurücktreten des grünen Zellinhaltes im ersten Teilungsstadium. STRASBURGER[1]) nimmt an, dass hierbei an einer Ringzone zwischen Hautschicht des Plasmas und dem Protoplasten eine Ansammlung von Zellsaft stattfinde. Diese Annahme ist meines Wissens noch nicht in Zweifel gezogen worden. Es scheint mir aber dennoch schwer verständlich, wie eine Flüssigkeit dem lockeren Gefüge des seines Hautplasmas beraubten Protoplasten gegenüber sich an einer bestimmten Stelle und in einer bestimmten Form ansammeln könne.

Ebenso unwahrscheinlich erscheint die weitere geläufige Annahme, ein soeben aus den in einer Flüssigkeit suspendierten Mikrosomen sich aufbauendes Organ, wie die werdende Scheidewand könne für sich allein den Protoplasten mechanisch einschnüren.

Die Beobachtung der allerjüngsten Stadien der Scheidewandbildung hat nun gezeigt, dass das Protoplasma schon zu einer Zeit zurückzutreten beginnt, zu welcher von dem künftigen Septum noch keine Spur zu sehen ist. Auch in den nächsfolgenden Stadien ist die Anlage der Scheidewand so zart, dass sie auf die allerschwächsten mechanischen oder chemischen Einwirkungen hin sofort zerfliesst, so dass man wenigstens im Beginne des Prozesses die Einschnürung des Protoplasten auf Rechnung jenes Stoffes setzen muss, welchen STRASBURGER für Zellsaft hält. Wenn eine flüssige oder halbflüssige Substanz aber in der Zelle eine lokal beschränkte mechanische Wirkung ausüben soll, so muss sie ähnlich wie die Vakuolen, allseitig durch eine einigermassen resistente Lage begrenzt sein, was nach der zitierten Annahme hier nicht der Fall wäre.

Bei oft wiederholter Untersuchung dieser Frage ist es mir aber nicht gelungen, mich von der Richtigkeit der erwähnten Annahme zu überzeugen, denn ich konnte niemals, weder an frischem noch an gefärbtem oder mit Chemikalien behandeltem Materiale, an der Aussenseite des protoplasmafreien Raumes eine Plasmahaut nachweisen. Dagegen habe ich wiederholt an seiner Innenseite eine zarte helle Begrenzung des zurückgedrängten Protoplastenabschnittes wahrgenommen und bin so zu der Überzeugung gekommen, dass sich zur Bildung des farblosen Raumes der ganze Protoplast samt seiner äussersten Lage an der betreffenden Stelle von der Membran ablöst.

Die in diesem Raume enthaltene flüssige oder halbflüssige

1) STRASBURGER, Zellbildung und Zellteilung. S. 208.

Substanz grenzt demnach nach aussen direkt an die Innenschicht der Zellhaut, und nach innen an die Hautschicht des Plasmas. Letztere haftet oberhalb und unterhalb der Ringzone relativ fest an der Membran, und so ist der zu einer mechanischen Wirksamkeit erforderliche Abschluss der angesammelten Flüssigkeit gegeben.

Mit der Erkenntnis, dass der farblose Raum ausserhalb des „Primordialschlauches" liegt, fällt die Annahme, dass er Zellsaft enthielte und es wird uns der ganze Vorgang näher gerückt, weil er nunmehr nach Analogie einer lokalen Plasmolyse, sowie jener Ausscheidungen von Membranbaustoff verläuft, welche bekanntlich nach accidentellen Ablösungen des Protoplasten zwischen ihm und der Zellhaut eintreten. Während in Fällen letzterer Art die Ausscheidungen aus dem Plasma nur zur Bedeckung der blosgelegten Seitenwandstelle bestimmt sind, und sich deshalb in engen Schranken halten, ist zur Neubildung einer Querwand natürlich eine viel grössere Quantität von Baustoff erforderlich.

Auch die direkte Beobachtung spricht nicht für Zellsaft. Nach Massgabe seines Verhaltens bei Quetschung und Plasmolyse möchte ich den Inhalt des farblosen Raumes mit PRINGSHEIM (l. c.) für schleimartig halten. Ohne Reagentien erscheint er ursprünglich ziemlich homogen, bald aber treten kleine Körner auf. Setzt man etwas wässerige Jod-Jodkali-Lösung zu, so wird die Masse jederzeit derbkörnig und färbt sich zugleich kräftig gelb Diese Färbung hält auch der Auswaschung mit Wasser eine Zeit lang Stand. Methylenblau nimmt die farblose Substanz zunächst nicht an.

Auf die nächsten Punkte, welche zu erörtern sind, wird uns die weitere Beobachtung des Teilungsvorganges hinleiten. Bald, nachdem die Ringspalte entstanden ist, tritt — bei genauer Einstellung auf die mittlere Ebene — ungefähr in der Mitte ihrer Höhe ein grösserer rundlich-ovaler Körper zu Tage. Es ist das der optische Durchschnitt jener Ringleiste, aus welcher sich später das Septum herausbildet. Diese Leiste liegt der Innenseite der Zellhaut zuerst nur lose an (Fig. 2);. sobald sie aber centripetal auszuwachsen beginnt, verschmilzt sie nach aussen mit der Innenschicht der Membran und senkt sich zugleich mehr oder weniger tief in diese Schicht ein (Fig. 3).[1])

Im weiteren Verlaufe spaltet sich dann die Innenschicht vom tiefsten Punkte dieser Einsenkung an eine kurze Strecke weit in zwei Blätter, von welchen das äussere möglicherweise späterhin

---

1) Das erinnert an das Verhalten von *Ulothrix*, bei welcher man nach STRASBURGER (Bau und Wachstum der Zellhäute, S. 182) „die Knöpfe (i. e Randverdickungen des Septums) je nach dem Alter der Querwand weniger tief oder tiefer in die Seitenwand hineinragen" sieht.

ausserhalb des Gelenkes an die Aussenschicht übergeht, während nur der im Bereiche des Gelenkraumes (vgl. später) liegende Abschnitt, eine gewisse Selbständigkeit bewahrt (Fig. 4 und 10—12). Das innere, von der Scheidewandanlage durchbrochene Blatt dagegen, wächst beiderseits dieser Anlage und in Verbindung mit ihr centripetel aus und gestaltet sich in seiner Gesamtheit schliesslich zur Spezialhülle, das ist Innenschicht der beiden Tochterzellen. Meine frühere Annahme, dass die ganze Innenschicht der Mutterzelle von der Anlage der Scheidewand durchschnitten werde, ist also samt den Figuren 1—5 (l. c. S. 493) in diesem Sinne zu berichtigen.

Bezüglich der erwähnten Einsenkung habe ich zu bemerken, dass es bisweilen den Anschein hat, als ob zugleich beiderseits der Scheidewandanlage eine Auflagerung neuer Membransubstanz auf der Innenfläche der Zellhaut stattfände. Ich musste mir deshalb die Frage vorlegen, ob nicht die Einsenkung vielleicht nur eine scheinbare und dagegen die Annahme von DIPPEL, SCHMITZ, GOBI[1]) u. a. doch begründet sei, dass bei jeder Zellteilung die Tochterzellen sich mit einer neuen Membran umgäben. Durch Vergleichung einer grösseren Anzahl von Fällen habe ich mich ebensowenig von der Richtigkeit dieser Annahme überzeugen können, wie früher STRASBURGER und REINHARDT.[2]) Ich glaube vielmehr, dass die Spezialmembranen der Tochterzellen zunächst immer in der angedeuteten Weise aus der Innenschicht der Mutterzelle hervorgehen, dass aber Appositionsverdickung dieser Schicht zu allen Zeiten — sei es kontinuierlich oder gelegentlich — stattfinden kann und deshalb auch während der Zellteilung nicht ausgeschlossen ist.

STRASBURGER[3]) gibt an, dass die werdende Querwand von *Cladophora* einfach sei. Bei Untersuchung in Wasser und auch mit Hilfe der von den Autoren bisher angewendeten Reagentien lassen sich allerdings keine Blätter an ihr unterscheiden; noch weniger lassen sich solche abspalten, da das junge Gebilde, wie oben bemerkt, schon durch ganz schwache chemische Einflüsse zerstört wird. Unterziehen wir aber derartige Objekte der Schnellfärbung mit einer schwachen ($^1/_{15000}$) Lösung von Rutheniumrot, so erscheint im Querschnitte der Ringleiste eine tinktionelle Differenzierung,[4])

1) GOBI, Vorlesungen über niedere Sporenpflanzen. St. Petersburg 1883 (russisch).

2) M. O. REINHARDT, Plasmolyt. Studien in Botan. Unters. SCHWENDENER dargeb. 1899, S. 459.

3) STRASBURGER, Zellbildung und Zellteilung, S. 210.

4) Auch der Ring, welcher die Zellteilung von *Oedogonium* einleitet, ist nach HIRN (Monographie usw. der Oedogoniaceen. 1900, S. 6—7) nicht durchaus homogen. Jedoch haben die Lagen hier schon deshalb eine andere Bedeutung, wie in unserem Falle, weil sie bekanntlich an der Scheidewandbildung nicht direkt beteiligt sind.

indem sich zuerst ein etwas seitlich vom Zentrum gelegener Punkt intensiv färbt (Fig. 2). Dieser Punkt nimmt dann die Form eines kurzen, unten und oben zugespitzten Längsstriches und weiterhin, wenn die Ringleiste nach innen auszuwachsen beginnt, die eines kleinen Dreiecks an, dessen centripetale Ecke sich allmählich in eine strichförmige Spitze auszieht (Fig. 3). Beiderseits dieser Spitze liegt je eine aus dem farblosen Teile der Ringleiste ausgewachsene, zunächst ungefärbte Membranlage. Diese drei Lagen wachsen dann gleichmässig miteinander der Zellmitte zu, indem sich, wie schon STRASBURGER[1]) geschildert hat, an ihrem inneren Ende fortgesetzt neue Stoffteilchen aus jenem Baustoffe anlagern, welcher das Protoplasma zurückgedrängt hat (Fig. 4).

Es bildet somit die tingierte Partie der Ringleiste gleichsam das Modell, welches die Form der werdenden Scheidewand bestimmt, und dieses Modell scheint wegen seiner grossen Empfänglichkeit für Rutheniumrot nach der zur Zeit üblichen Terminologie ganz oder fast ganz aus Pektinsubstanz zu bestehen. Diese Substanz ist es auch, welche der Bildung des Gelenkraumes und der späteren natürlichen Spaltung des Septums zugrunde liegt. Während das Septum sich nach innen zu allmählich schliesst, vergrössert sich nämlich die dreieckige Randverdickung seiner gefärbten Mittellamelle und wird schliesslich bei mittlerer Einstellung auch ohne Tinktion als ein homogenes Dreieck sichtbar. Je nach kleinen Differenzen der Einstellung erscheint sie bald heller, bald dunkler, als die benachbarten Membranpartien, und macht dann nicht mehr den Eindruck eines verdickten Randes der Querwand, sondern erweckt eher die Vorstellung von einer nahezu leeren oder doch weniger dichten Stelle (Fig. 10).

In der Tat müssen während der Vergrösserung dieses dreikantigen Randes der Mittellamelle auch chemische Veränderungen in ihm stattgefunden haben, denn er färbt sich durch Rutheniumrot oder Methylenblau jetzt nicht mehr schneller und tiefer als die Umgebung, sondern vielmehr merklich schwächer, und wir haben nunmehr jenes Gebilde vor uns, welches MOHL, PRINGSHEIM u. a. als „Intercellulargang“ bezeichnet haben. Mit dem Intercellulargange der höheren Pflanzen besteht aber keine plausible Analogie, denn es handelt sich hier nicht um einen mit Luft oder Sekreten gefüllten Hohlraum, sondern nur um gewisse Differenzen der Struktur und der chemischen Konstitution, welche, wenn überhaupt nach einer Analogie bei den höheren Pflanzen gesucht werden soll, eher an die in den Ecken der Collenchymzellen vorkommenden Verdickungen erinnern. Deshalb glaubte ich auf jene alte Bezeichnung,

1) STRASBURGER, l. c. S. 349—350 und Taf. 13, Fig. 20—21.

welche unzutreffende Vorstellungen erwecken könnte, verzichten zu sollen und habe (l. c.) den fraglichen Raum wegen der weiteren Ausgestaltung, welche er in gewissen Fällen annimmt, als „Gelenkraum“ oder auch als „Gelenkanlage“ bezeichnet.

Das vollständig geschlossene Septum bleibt noch längere Zeit hindurch in der Mitte wesentlich dünner und schwächer als in der Peripherie, so dass natürliche wie künstlich erzeugte Durchbrüche des Zellinhaltes im allgemeinen diese Stelle bevorzugen.

In der Regel teilt die Querwand von *Cladophora* zwei ziemlich gleich grosse Hälften der Zelle ab,[1]) und es sind bisher nur vereinzelte Ausnahmen[2]) verzeichnet. Deshalb möchte ich noch berichten, dass mir kürzlich ein etwas insoliertes Exemplar von *Cladophora glomerata* im Freien vorgekommen ist, bei welchem unsymmetrische Teilung der Spitzenzellen geradezu die Regel war, und zwar in so ausgesprochener Weise, dass vielfach die obere Tochterzelle nur halb so lang war, wie die untere. Anzeigen von Sporenbildung waren nicht vorhanden; immerhin kann es sich um eine Einleitung zu diesem Prozesse gehandelt haben.

Gelenkbildung.

Der Begriff „Gelenk“ ist in Anwendung auf die Algen noch nicht bestimmt definiert. Das lateinische Wort articulus, welches der deutschen Bezeichnung entspricht, ist bekanntlich doppelsinnig und wurde im klassischen Altertume auch zur Bezeichnung der Glieder benutzt. KÜTZING u. a. nennen deshalb die einzelnen Zellen monosiphoner Algen articuli; HARVEY bezeichnet sie als articulations.

Im ursprünglichen, engeren Sinne bedeutet articulus aber

---

1) Die basalen Scheidewände der Äste entstehen sehr häufig nicht genau an der Abzweigungsstelle. Auf dieses Verhältnis haben schon frühere Autoren aufmerksam gemacht, aber STOCKMAYER (Über die Algengattung Rhizoclonium. Verh. d. Zool. Bot. Ges., Wien 1890, S. 573) führte als erster eine kurze und treffende Bezeichnung (septum provectum und revectum) ein. Später hat Verfasser dieses (*Cladophora*-Studien. Botan Centralbl. 1899, S. 186 und Taf. III, Fig. 21 und 25) die Scheidewandstellungen bei *Cladophora* näher untersucht und sich an STOCKMAYER's Terminologie angeschlossen.

2) TEODORESCO (Matériaux pour la flore algologique de la Roumanie. Beih. d. Bot. Centralbl. XXI, Abt. II. S. 154–155 und Fig. 36–44) teilt neuerdings merkwürdige Fälle von excessiver Regellosigkeit der Scheidewandbildung mit. Mangels einer gegenteiligen Angabe nehme ich an, dass diese Abnormitäten in der Kultur entstanden sind, da sie zum Teile an eines der von RICHTER (l. c.) erzogenen Kulturprodukte erinnern.

die Verbindung zweier Glieder, also dasselbe, was ROTH nach Analogie mit den Halmknoten geniculum nennt.

Die Vorstellung einer passiven Beweglichkeit ist mit dem Gelenkbegriffe nicht unbedingt verbunden, denn die animalische Anatomie kennt auch ein unbewegliches Gelenk: die Synarthrosis. Neuerdings ist aber in bezug auf die Gelenke der Algen der Gedanke an eine grössere passive Beweglichkeit der betreffenden Stelle mehr in den Vordergrund getreten, denn es werden nicht nur die zwischen je zwei Zellen bei den Gattungen *Corrallina* und *Galaxaura* zustande kommenden flexilen Verbindungen als Gelenke bezeichnet, sondern auch jene Stellen, an welchen im Verlaufe des ungegliederten Thallus von *Halimeda* und *Cymapolia* durch sekundäre Veränderungen ein ähnlicher Effekt erzielt wird.

Jene Gebilde nun, welche ich als Gelenke von *Cladophora* bezeichnet habe, entsprechen sowohl der ältesten, als der neuesten Auffassung, indem es sich bei ihnen um eine besondere Ausbildung gewisser Zellverbindungen handelt, durch welche ein gewisses, wenn auch beschränktes Mass von passiver Beweglichkeit erzielt werden kann. Sie stellen im übrigen ganz eigenartige Organe dar, für welche im ganzen Algenreiche keine Analogie vorhanden zu sein scheint und sind nicht nur von den Gelenken der vorerwähnten Algen grundverschieden, sondern trotz einiger oberflächlicher Ähnlichkeit, auch von jenen in der Kontinuität der Zellwände auftretenden Verdickungen, welche BERTHOLD an *Codium* und WORONIN[1]) an *Espera* (*Penicillus*) beschrieben haben.

An der Mehrzahl aller Querwände von *Cladophora* finden wir lediglich die im vorigen Abschnitte beschriebenen Gelenkräume, denn eigentliche Gelenke bilden sich durchaus nicht an jeder Zellverbindung, sondern stellen, im ganzen genommen, einen Ausnahmefall dar. Ihr Vorkommen, sowie Zeitpunkt und Häufigkeit ihres Auftretens werden zunächst vom Artcharakter bestimmt und, wie es scheint, auch durch Aussenverhältnisse beeinflusst. Die Entwicklungsstufe dagegen hängt hauptsächlich vom Alter der betreffenden Querwand ab, indem diese sekundären Gebilde niemals an ganz jungen Scheidewänden gut entwickelt sind, sondern immer nur an älteren oder den ältesten.[2]) Bei sämtlichen hydrophilen Angehörigen

1) WORONIN, Recherches sur les algues *Acetabularia* et *Espera*. An. sc. nat. Bot. 4, Sér. 16, Fig. 5, Taf. X.

2) Hier ist daran zu erinnern, dass die Situation eines Septums nicht immer über sein Alter Aufschluss gibt. Bei den meisten *Cladophora*-Arten kommen sekundäre Zellteilungen vor, so dass sich an ganz alten Fäden junge Septa finden können, während andererseits alte Basalwände schon an Spitzenzellen gefunden werden, wenn diese ihre vegetative Tätigkeit eingestellt haben. Entscheidend ist immer nur die Entwicklungsstufe der Querwand.

der Subsektion *Euaegagropila* scheint es bei dem Gelenkraume überhaupt sein Bewenden zu haben, denn ich konnte bei diesen noch niemals ein ausgebildetes Gelenk nachweisen. Innerhalb der Sektion *Eucladophora* aber, und zwar insbesondere bei *Cladophora glomerata*, *Cladophora fracta* inkl. *crispata*, bei *Cladophora fracta marina* Hauck, *Cladophora gracilis*, *prolifera* und *rupestris*, sowie auch bei *Cladophora Nordstedtii* Hauck und der marinen *Aegajropila Echinus* finden wir mit einer gewissen Regelmässigkeit solche Organe.

Diese verhältnismässige Seltenheit des Vorkommens trug ohne Zweifel Schuld daran, dass die Gelenke von *Cladophora* vor Kolderup Rosenvinge[1]) ganz unbekannt waren. Dieser Autor bringt unter einer Reihe von richtigen[2]) und wertvollen Angaben über die Cladophoraceen-Membran auch die erste Abbildung von Gelenken, welche als „Falten" beschrieben werden, und ist der Ansicht, dass diese Lamellenfalten durch das Wachstum oberer Abschnitte der Membran in die Höhe gezogen würden.

Nach der Meinung eines folgenden Autors[3]) sollen dagegen die Falten durch „basipetales Wachstum" der oberen Zelle in die untere eingestülpt werden, während Verfasser dieses[4]) angenommen hat, dass sie durch Sekretions- und Quellungsvorgänge aktiv emporsteigen. Diese Meinungsverschiedenheiten hat meine zitierte Arbeit schon kurz besprochen, aber nur notdürftig illustriert.[5]) Deshalb soll meine Annahme eines „Emporquellens" der Lamellenfalten diesmal durch eine ausführlichere, auf den vorhergehenden allgemeinen Erörterungen basierende Darstellung und durch weitere Figuren gestützt werden. Zuvor muss ich jedoch noch bemerken, dass sich diese Auffassung mittlerweile dahin geklärt hat, dass zum Aufsteigen der Lamellenbögen nebst den erwähnten Vorgängen auch eigentliches Flächenwachstum dieser Blätter erforderlich scheint.

---

1) Rosenvinge, l. c. S. 60 u. f.

2) Nur der in Fig. 10, S. 39, dargestellte Verlauf der schraffierten Schicht lässt sich mit den von mir gefundenen Verhältnissen nicht in Übereinstimmung bringen.

3) Nordhausen, Über basale Zweigverwachsungen u. s. f. (Jahrb. für wiss. Bot., 1900, S. 370 u. f. und Taf. IX).

4) Brand, Über einige Verhältnisse des Baues usw., S. 492 (12 des Separat.) und folgende.

5) Auch eine nachträgliche Berührung des Gegenstandes (Brand, Über die Faserstruktur der *Cladophora*-Membran. Ber. der Deutsch. Bot. Ges., XXIV, 1906, S. 64 u. f. mit Taf IV) hat diesen Mangel nicht ausgeglichen. Die Fig. 3 sollte nämlich nur die verschiedene Bedeutung der „Streifen" versinnlichen und ist deshalb grösstenteils in Flächenansicht dargestellt. Zur Ergänzung der diesmaligen Abbildungen wird sie jedoch nicht ganz nutzlos sein und ich bemerke deshalb nachträglich, dass sie nach einem kurz mit Schultze'scher Maceration behandelten Präparate gezeichnet ist.

Zu dem angedeuteten Zwecke müssen wir nun an den „Gelenkraum“ anknüpfen, welchen wir im vorigen Kapitel entstehen sahen. Wir haben dort erfahren, dass dieser Raum nach aussen von einem Teilblatte der Innenschicht abgeschlossen wird (Fig. 10). Dieses Blatt ist von vornherein nicht in allen Fällen von gleicher Dicke und wechselt fernerhin erheblich in seiner Erscheinung. Zuerst ist seine Abstammung deutlich zu erkennen; am deutlichsten in einem gewissen Stadium der Methylenblau-Schnellfärbung, in welchem es sich samt der Innenschicht färbt, wenn auch meist in etwas hellerem Tone. Später nimmt es die Farbe weniger an und verhält sich allmählich nahezu wie eine Gelenklamelle der dritten Serie, während es in seinem weiteren Verlaufe ausserhalb des Gelenkbereiches mit der Aussenschicht der Zelle zu verschmelzen scheint (Fig. 12).

Es ist das der Punkt, welchen ich schon beim Appositionswachstum kurz berührt habe, welchen ich aber auch hier nicht mit aller Sicherheit entscheiden kann. Gerade die Seitenwände alter Gelenke sind jene Stellen, welche nebst den Durchwachsungen die Klagen der Autoren über unklaren Verlauf der Schichten veranlasst zu haben scheinen, da an ihnen die Membranen meist überhaupt ziemlich opak oder auch durch Auflagerung von kohlensaurem Kalk und Sinkstoffen verunreinigt sind, und nebstdem, wie oben erwähnt, durch accidentelle Flächenspaltungen das Bild verwirrt werden kann. Die SCHULTZE'sche Maceration lässt aber nur die einzelnen Lamellen deutlich hervortreten ohne über ihre Schichtverbindung sicheren Aufschluss zu geben.

Die Bildung des eigentlichen Gelenkes beginnt erst mit dem Auftreten von Lamellen in dem fortwährend an Grösse zunehmenden Gelenkraume. Die optischen Längsschnitte dieser Lamellen steigen alle strahlenförmig divergierend vom unteren Winkel des Gelenkraumes auf, biegen sich dann nach innen und verhalten sich von da ab verschieden. Jene, welche ich zur ersten Serie gerechnet habe, bilden flache Bögen und laufen zwischen die Blätter der Querwand aus (Fig. 11); jene der zweiten Serie legen die absteigenden Schenkel ihrer steileren und schliesslich fast spitzen Bögen an die Basis der oberen Zelle an (Fig. 12). Bezüglich der Lamellen dritter Serie habe ich (l. c.) angegeben, dass sie sich im oberen Winkel des Gelenkraumes verlieren. Das trifft aber nur bezüglich des oben erwähnten, von der Innenschicht abgespaltenen Blattes zu, welches nicht zu den eigentlichen Gelenklamellen gehört, und ich bin mittlerweile zu der Überzeugung gekommen, dass auch die scheinbar frei werdenden Lamellen der dritten Serie sich oben umschlagen. Die Spitzbogen der zweiten Serie gestalten sich eben bei ihrem Vordringen in den oberen engen Winkel des Gelenkraumes durch die Raumbeschränkung zu scharfen

Spitzen, deren absteigender Schenkel bald mit der oberen Zelle verwächst und dann nicht mehr als solcher kenntlich ist; es besteht somit zwischen den Lamellen der zweiten und dritten Serie kein wesentlicher Unterschied.

Die Charaktere der verschiedenen Serien ändern sich nicht plötzlich, sondern gehen allmählich ineinander über, indem die aufeinander folgenden Lamellenbogen immer steiler und spitzer werden und sich mit ihren inneren Enden successive an höhere Stellen der oberen Zellbasis ansetzen, während von unten her immer neue Lamellen niederer Serie nachdringen.

Der Vollständigkeit wegen habe ich nachzutragen, dass öfters auch an der Basis der oberen Zelle eine oder einige Lamellen auftreten, welche mutatis mutandis den Lamellen der ersten Serie entsprechen (Fig. 11) Ich möchte diese als accessorisch bezeichnen und bemerke, dass sie den Charakter des Gelenkes nicht merklich beeinflussen.

An der frischen Pflanze sieht man in der Regel nur eine gewisse Anzahl von Gelenklamellen, welche durch eine Zwischensubstanz getrennt zu sein scheinen. Unter günstigen Verhältnissen sowie besonders nach SCHULTZE'scher Maceration tritt aber eine weit grössere Anzahl feinster Lamellen hervor.

Die Gelenke zeigen nebst der von ihrem jeweiligen Alter abhängigen Verschiedenheit noch mancherlei andere Differenzen, welche entweder individueller Natur sind, oder auf allgemeinen Eigentümlichkeiten der Spezies beruhen. So besitzen z. B. solche Formen, denen beschleunigte Evektion eigentümlich ist, durchschnittlich längere und schmälere Gelenke als andere Formen, deren Äste den seitlichen Ursprung länger beibehalten. Die Darstellung der früheren Autoren scheint nur auf alte Gelenke einiger Formen der ersteren Art begründet zu sein; immerhin sind ROSENVINGE's Figuren sehr lehrreich.

Ganz aussergewöhnliche Verhältnisse zeigt unsere Fig. 7 an einem Astwinkel von *Cladophora Echinus*. Die bei *r* sichtbare Ruptur der Aussenschicht muss intra vitam entstanden sein, weil sie eine Reaktion im Gefolge hatte, welche nicht durch die Präparation entstanden sein kann, sondern unbedingt Vegetationstätigkeit voraussetzt. Die unter dieser Verletzung liegende rechte Seite des Stammgelenkes hat sich nämlich nach oben wie ein Bruchsack vorgedrängt, und in dieser Ausbauchung haben sich entsprechende Lamellen gebildet. Dieser pathologische Fall scheint mir deutlicher als Worte zu beweisen, dass die Gelenklamellen befähigt sind, aktiv von unten nach oben vorzudringen. Dass ein lokal gesteigertes Flächenwachstum einzelner Lagen der Innenschicht überhaupt stattfinden

kann, haben wir ja schon im Abschnitte über Faltenbildung an Fig. 13 gesehen.

Häufiger kommt eine andere Abnormität vor, welche darin besteht, dass sekundäre Flächenspaltungen im oberen Bereiche der Gelenke entstehen. In diesem Sinne deute ich wenigstens die in den Fig. 5 und 6 mit *sp* bezeichneten Stellen. In beiden Fällen handelt es sich um ältere Gelenke, welche erheblich verdickte Decklamellen besitzen, deren eine (*r* in Fig. 5) eine Ruptur an sich trägt. In diesem Falle kann die Verletzung möglicherweise durch die Präparation entstanden sein; es entstehen aber ähnliche Rupturen, welche selbst die Aussenschicht durchsetzen können, an alten Gelenken zweifellos häufig auch unter natürlichen Verhältnissen und zwar höchst wahrscheinlich durch die Bewegung des Wassers.

Derartige Beobachtungen legen die Vermutung nahe, dass die Gelenklamellen auch zur Verstärkung der Zellverbindung dienen könnten. NORDHAUSEN (l. c. S. 382—383) hat diesen Gedanken zuerst ausgesprochen, ist aber wieder in Zweifel gekommen, weil bei Zerreissungsversuchen die Gelenke von der oberen Zelle losgerissen sind. Einen ähnlichen Erfolg habe ich durch Quetschung eines Gelenkes erzielt, indem sich hierbei die eine Seite des Gelenkes samt Mittellamelle der Querwand von der oberen Zelle ablöste (Fig. 8). Diese Tatsachen zeigen einerseits, dass das Wachstum der Gelenklamellen von der unteren Zelle ausgeht, ja dass ihre wesentlichen Bestandteile ganz dieser Zelle angehören und sich nur an die obere Zelle anheften. Da aber andererseits die Zellen von Gelenken, deren äussere Bedeckung zerstört ist, dennoch wenigstens eine Zeit lang in Zusammenhang bleiben, so können die Gelenklamellen wohl auch als ein — wenn auch nicht vollwertiger — Ersatz für die abgenützten äusseren Lagen der betreffenden Zellverbindung angesehen werden.

Sehr eigentümliche Erscheinungen entstehen durch die nicht selten vorkommenden Durchwachsungen der Gelenke. Sind solche Produkte neueren Datums, so entstehen ähnliche Bilder wie jenes, welches ROSENVINGE (l. c. S. 54, Fig. 21) von *Chaetomorpha aerea* dargestellt hat, und ihre Bedeutung ist dann nicht zweifelhaft. Haben aber nach der Durchwachsung die äusseren Blätter der passiven Zelle noch weiter an Dicke zugenommen, oder hat sich gar der Prozess wiederholt, so werden die Gelenkreste komprimiert, wohl auch teilweise resorbiert, und sind dann oft schwer als solche zu erkennen.

Bezüglich der Untersuchungsmethode habe ich nachzutragen, dass zur Aufhellung alter, opaker und selbst inkrustierter Membranen eine flüchtige SCHULTZE'sche Maceration noch bessere Dienste

leistet als Salpetersäure allein. Durch diese Behandlung wird zwar die Abgrenzung der Schichten undeutlich, die einzelnen Lamellen und eventuell deren Streifung treten aber deutlich hervor. Wir überzeugen uns hierbei, dass die Gelenklamellen eine zum mindesten ebenso grosse chemische Resistenzfähigkeit besitzen, wie die übrigen Lamellen, und dass sie dabei auch ihre gegenseitige Lage nicht merklich verändern.

An diese Beobachtung knüpft sich die Frage, ob die Gelenkbildung auf einer — durch Sekretion seitens der unteren Zelle veranlasste — Quellung, weitere Spaltung und bogigen Vorwölbung der schon vorhandenen unteren Innenschichtlamellen beruhe, welche den durch Spaltung der Innenschicht entstandenen Gelenkraum ausfüllt und allmählich erweitert, oder ob zu diesem Zwecke eine Neubildung lebhaft wachsender Lamellen stattfinde. Der äussere Anschein spricht mehr für erstere Annahme; Berücksichtigung der grossen Anzahl, in welcher die Lamellen allmählich zu Tage treten, ihrer Resistenzfähigkeit und der erheblichen Zunahme ihres Flächeninhaltes legen aber letztere Vermutung näher, so dass wohl ein kombinierter Prozess vorliegen dürfte.

Zum Schlusse bedauere ich, dass es mir auch diesmal nicht möglich war, von allen Verhältnissen, welche sich auf die *Cladophora*-Membran beziehen, eine vollständige und bequem lesbare Darstellung zu bieten. Die Durchwachsung konnte ich nur streifen, in bezug auf Evektion und basale Zweigverwachsung aber muss ich mich mit einem Hinweise auf frühere (l. c.) Mitteilungen begnügen; auch bezüglich der in vorstehendem besprochenen Gegenstände wird der Leser sich öfters zu einem Rückblicke auf die ältere Literatur veranlasst sehen.

Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren sind nach den Präparaten des Verfassers von ihm selbst entworfen, mit Ausnahme von 7 und 13, welche Herr Dr. Dunzinger gezeichnet hat. Mit Ausnahme von Fig. 7 beziehen sie sich alle auf *Cladophora glomerata*. In allen bedeutet *d* = Decklamelle, *a* = Aussenschicht, *i* = Innenschicht, *s* = Scheidewand, *g* = Gelenk, *u* = untere Zelle, *o* = obere Zelle.

Fig. 1. Spitzenzelle im ersten Stadium der Schnellfärbung mit Methylenblau nach Zusatz von Essigsäure. Die abgehobene Decklamelle, welche hier durch eine einfache Linie angedeutet ist, erscheint in Wirklichkeit hell mit zartem Doppelkontur. Der Zellinhalt ist nicht berücksichtigt Vergr. 350.

Fig. 2—4. Optische Durchschnitte dreier aufeinanderfolgender Entwicklungsstufen der linken Seite einer Spitzenzellenquerwand im ersten Stadium der Schnellfärbung mit Rutheninmrot. Die schwarzen Stellen erscheinen in Wirklichkeit dunkelrot. *h* = Hautschicht des Plasmas. Vergr. etwa 1000.

Fig. 5. Linke Seite eines älteren Gelenkes in einem späteren Stadium der Methylenblau-Schnellfärbung, in welchem nur die Innenschicht tingiert ist. *sp* = Sekundäre Flächenspaltungen der Aussenschicht, *r* = Ruptur der verdickten Decklamelle. Vergr. 750.

Fig. 6. Durchschnitt der rechten Seite eines alten, durch den Druck des Deckglases etwas verbreiterten Gelenkes nach dem Leben. *sp* = Sekundäre Flächenspaltungen der Innenschicht. Vergr. 750.

Fig. 7. Astwinkel eines flüchtig mit SCHULTZE'scher Maceration behandelten Originalexemplares von *Aegagrophila Echinus*, mit jüngeren Gelenken. Unter einer Ruptur (*r*) der Aussenscicht hat sich die rechte Seite des Stammgelenkes abnorm stark entwickelt und bruchsackähnlich vorgedrängt. Bei *d* ein Rest der dick inkrustierten Decklamelle. Vergr. 600.

Fig. 8. Altes Gelenk in früherem Stadium der Methylenblau-Schnellfärbung, in welchem nur die Aussenschicht tingiert ist. Durch Druck auf das Deckglas hat sich seine rechte Seite samt der Mittellamelle des Septums von der oberen Zelle abgelöst (*r*). Verg. 200.

Fig. 9. Scheidewand, lebend durch Essigsäure gespalten. An der oberen Zelle hat sich der Inhalt zurückgezogen; die Innenschicht hat sich hier konkav eingesenkt und eine kleine Strecke weit von der Aussenschicht abgeschält. Die Aussenschicht der Membran ist durch die Säure aufgequollen und die rauhe Decklamelle hat sich abgehoben. Vergr. 360.

Fig. 10. Linksseitiger entwickelter Gelenkraum. Methylenblau-Schnellfärbung wie in Fig. 5.

Fig. 11. Erstes Stadium der Gelenkbildung mit zwei Lamellen erster Ordnung (*l 1*) und einer accessorischen Lamelle (*a l*).

Fig. 12. Ausgebildetes Gelenk. *l 2* = Lamellen zweiter Ordnung, *l 3* = Lamellen dritter Ordnung.

Fig. 13. Seitenwandstück einer alten kultivierten Zelle mit pathologischer Faltenbildung jüngerer Lamellen der Innenschicht. Lebend mit Formol fixiert und ohne Tinktion in Glycerin eingelegt. Vergr. 750.

5. P. Claussen: Über Eientwicklung und Befruchtung bei Saprolegnia monoica.

Mit Doppeltafel VI—VII.

Eingegangen am 12. November 1907.

In neuerer Zeit haben zwei Autoren eingehender über die Cytologie der *Saprolegniaceae* gearbeitet, DAVIS (5, 7) und TROW (33, 34). Ihre Ergebnisse stehen sich zum Teil diametral gegenüber und ausserdem harmonieren sie nicht mit Tatsachen, die über andere Pilze (Ascomyceten und Basidiomyceten) bekannt geworden sind. Es lag daher nahe, einen Versuch zur Beseitigung dieser Widersprüche zu unternehmen. Da ich glaube, zur Klärung der strittigen Fragen beitragen zu können, möchte ich über meine Untersuchungen hier kurz berichten.

Vorher will ich die wesentlichen Streitpunkte zwischen DAVIS und TROW besprechen. Es sind die drei folgenden: Der

1. betrifft die Zahl der Kernteilungen im Oogonium.

Über die Vorgänge im Oogon vor der Eibildung sind die Autoren einig bis auf den wesentlichen Punkt, dass TROW in seiner neuesten Arbeit (33) zwei, Davis nur eine Kernteilung angibt. Die Frage hat insofern eine besondere Bedeutung, als Trow (33) behauptet, durch die beiden Teilungen werde die Zahl der Chromosomen auf die Hälfte reduziert. Wir hätten dann Reduktionsteilung bei den *Saprolegniaceae* direkt vor der Befruchtung.

2. handelt es sich um die Frage nach der Natur der stark färbbaren Körper in der Nähe der Eikerne.

TROW hält die Gebilde, die nach ihm in einiger Entfernung von den Kernen liegen sollen und mit je einer Astrosphaere umgeben sind, für Centrosomen, während DAVIS (5) sie in Beziehung zu den

bei den *Peronosporeae* beobachteten Coenocentren bringt. TROW (33, 34) seinerseits sieht das Äquivalent des Coenocentrums der *Peronosporeae* in einer Plasmaansammlung um den Oosphaerenkern, die er Ovocentrum nennt. Die Nomenclatur ist also diese. Coenocentrum (DAVIS) gleich Centrosom + Astrosphaere (TROW), Ovocentrum (TROW) vielleicht gleich Coenocentrum der *Peronosporeae* (WAGER, STEVENS, DAVIS, RUHLAND). Die

3. Streitfrage ist die nach der Sexualität der Saprolegniaceae.

TROW untersuchte in seiner letzten Arbeit zwei Species mit Antheridien und zeigte, dass sich die Species sexuell fortpflanzen. Der unvoreingenommene Beobachter wird kaum umhin können, den von ihm gelieferten Beweis als ausreichend anzuerkennen. Trotzdem ist DAVIS (7) nicht überzeugt. Er fand, dass zweikernige Eier auch bei apogamen Formen häufig vorkommen und erkennt deswegen die TROW'sche Darstellung nicht an. Es ist daher zu prüfen, ob TROW's Angaben zu Recht bestehen und ob, wie DAVIS meint, in nachweislich unbefruchteten Eiern mehrere Kerne vorkommen.

Ergebnisse der Untersuchung an Saprolegnia monoica.

1. Methodisches.

Da es sehr wünschenswert ist, dass die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen über *Saprolegniaceae* weiter ausgedehnt werden — die Gattungen *Pythiopsis*, *Dictyuchus*, *Thraustotheca*, *Leptolegnia*, *Aphanomyces* und *Aplanes* sind cytologisch fast garnicht studiert —, weil wir nur auf diesem Wege einen Einblick in die Phylogenie dieser Organismen gewinnen können, will ich hier die Methoden der Reinzucht, Lebendbeobachtung, Fixierung und Färbung genau beschreiben.

Gewinnung und Reinzucht des Materials.

Rohmaterial von *Saprolegniaceae* gewinnt man bekanntlich leicht, wenn man Fliegen und andere Insekten auf Wasser wirft, dem man Schlamm, kleine Holzstücke von feuchten Orten u. a. zugesetzt hat. Vorzügliche Fundorte sind die Algenkulturen, die fast in jedem Institute für Kurszwecke vorrätig gehalten werden. Mein Material stammt aus einer *Vaucheria*-Kultur des pharmakognostischen

Instituts zu Freiburg i. Br., auf deren Oberfläche ich eine frisch gefangene Fliege schwimmen liess.

Das Ausgangsmaterial übertrug ich in eine Petrischale (10 *cm* Durchmesser, 2 *cm* Höhe) mit Leitungswasser, in dem fünf Fliegen schwammen. Es ist wünschenswert, die Fliegen nicht zu beschädigen (Trow [33] tötet sie deshalb mit Chloroform), weil an den Wundstellen Bakterien stark wuchern. Sobald die Fliegen infiziert waren, musterte ich mit dem Mikroskop und überimpfte die, welche die saubersten Saprolegniapflänzchen trugen, in neue Petrischalen mit (in wenig Wasser!) schwimmenden Fliegen über. Die Petrischalen mit Wasser und Fliegen waren in jedem Falle vorher sorgfältig im Dampftopf sterilisiert. Wird der Prozess der Überimpfung mehrfach wiederholt, so hat man nach Verlauf von 2—3 Wochen relativ saubere Kulturen. Um völlig sicher eine Reinkultur im strengsten Sinne zu erhalten, übertrug ich einen vorher möglichst von Wasser befreiten Saprolegniarasen auf Fleischextrakt-agar[1]), liess ein Mycel bei niederer Temperatur (um das Bakterienwachstum zu hemmen) sich entwickeln und übertrug dasselbe abermals auf Fleischextraktagar. Nach zwei- bis dreimaliger Wiederholung dieses Verfahrens sind an einigen Stellen der Agarplatte die Spitzen des Mycels bakterienfrei und es gelingt an jungen Mycelien leicht, eine einzelne Hyphe mit einem Agarblock herauszuschneiden. Man bringt sie in Wasser mit Fliegen und erhält in etwa 3—5 Tagen Zoosporen und nach Verlauf von kaum einer Woche Oogonien und Oosporen. Die Bildung der Oogonien hält längere Zeit an. Da bestimmte Entwicklungsstufen nicht an bestimmte Tageszeiten gebunden sind, wie bei manchen Algen, so gelingt es leicht, alle nur denkbaren Stadien der Oogon- und Oosporenentwicklung in einem Räschen beisammen zu finden. Die von Davis (5 S. 234) angegebenen Kulturmethoden kann ich nicht empfehlen. Ich habe versuchsweise Oosporen auf Agar-Agar gezogen, aber stets viele Abnormitäten beobachtet. Auch die Kultur auf Fleisch bewährte sich nicht.

Die von mir auf die eben beschriebene Weise isolierte Saprolegniaspezies, *Saprolegnia monoica* (Pringsheim) *de Bary*[2]), habe ich seit 3 Jahren in Kultur und bin jederzeit in der Lage, mir frisches Material zu beschaffen. Es erfordert besondere Sorgfalt, Bakterien fern zu halten, die übrigens, wenn sie nicht zu reichlich sind, wenig schaden, dagegen ist nach meinen Erfahrungen eine Infektion mit anderen Saprolegniaspezies nicht zu befürchten.

Ich will erwähnen, dass ich neuerdings als Substrat nicht mehr sterilisierte Fliegen, sondern mit gleichem Erfolge die leichter zu

1) Agar-Agar 2 pCt., Fleischextrakt 1 pCt., Leitungswasser 97 pCt.

2) Vgl. A. Fischer (8), Schröter (23, 24), Humphrey (16).

beschaffenden Ameiseneier benutze, die ich mit wenig Wasser übergiesse und nach Sterilisierung im Dampftopf in einem mit Wattestopfen verschlossenen Kölbchen zu beliebiger Verwendung aufbewahre.

Die Lebendbeobachtung.

Das lebende Material beobachtete ich in Petrischalen von 10 *cm* Durchmesser, deren Deckel während der Beobachtung entfernt wurde. Die Objekttische der besseren ZEISS'schen Mikroskopstative sind hinreichend gross, um mit Schalen von dem angegebenen Durchmesser operieren zu können. Eine Wasserimmersion leistete mir bei der Lebendbeobachtung gute Dienste.

Fixierung, Färbung, Einbettung.

Unter allen Fixierungsmitteln hat sich Chromessigsäure in starker Verdünnung am besten bewährt (Chromsäure 0,5 pCt., Essigsäure 1 pCt. und schwächere Konzentrationen). Ich fixierte etwa 24 Stunden direkt in der Petrischale, nachdem das Kulturwasser ganz oder zum Teil mit einer Pipette entfernt war. Dann wurde mit oft gewechseltem Wasser ausgewaschen (1—2 Tage lang), das Material in 25 prozentigen Alkohol übertragen und in Schleicher- und Schüllschen Schläuchen dialysiert, einen Tag lang gegen 95-prozentigen Alkohol, einen zweiten gegen absoluten. Als Vorharz benutzte ich Xylol. Übertragen wurde aus Alkohol absolutus in Xylol in drei Stufen. Dem Xylol wurde Paraffin vom Schmelzpunkt 58° C. zugesetzt, bei niederer Temperatur (etwa 35—40° C.) das Paraffin zur Lösung gebracht und dann in gewöhnlicher Weise eingebettet.

Die Schnittdicke betrug 5 μ.

Die Färbung geschah

1. nach dem FLEMMING'schen Dreifarbenverfahren (Saffranin-Gentianaviolett - Orange). Vorschrift: Saffranin (Saffranin, spirituslöslich 0,1 *g*, Alkohol 95-prozentig, 25 *ccm*, Wasser 25 *ccm*, Anilinwasser [1 : 300] 5 *ccm*) 10 Minuten, Alkohol 95-proz. + $^1/_{20}$ pCt. Salzsäure, zweimal eintauchen, Gentianaviolettlösung (Gentianaviolett 0,45 *g*, Wasser 60 *ccm*, Anilinwasser [1 : 300] 5 *ccm*) 8 Minuten, Wasser kurze Zeit, Alkohol 95-prozentig + $^1/_{20}$ pCt. Salzsäure zweimal eintauchen, Orange G (0,1-prozentige Lösung) 3 Minuten, Alkohol absolutus kurze Zeit, Nelkenöl 15—30 Sekunden, Xylol, Dammarlack.
2. Nach der GRAM'schen Methode (Gentianaviolett [Lösung wie oben], Eosin-Nelkenöl).
3. Nach dem HEIDENHAIN'schen Verfahren.

Jede der drei Färbemethoden hat ihre Vorzüge. Die besten Kernbilder erhält man mit der FLEMMING'schen, die deutlichsten Antheridienschläuche nach der GRAM'schen.

Ich will nicht unerwähnt lassen, dass oft die Präparate von mehreren Saprolegniaräschen aus derselben Petrischale, die ich genau gleich behandelt zu haben meinte, nicht gleich gut ausfielen.

2. Beobachtungstatsachen.

Oogonentwicklung bis zur Entstehung der Eizellen.

Die Beobachtung lebenden Materials ergab im wesentlichen dasselbe, was schon TROW (31) bei *Achlya americana* sah. Ich verweise den Leser deshalb auf die Figuren TROW's (31) und verzichte darauf, nach lebendem Material gezeichnete Abbildungen zu reproduzieren, um die ohnehin schon grosse Zahl der Figuren nicht noch zu vermehren.

Ich schildere und bilde ab nur das, was ich an fixiertem und gefärbtem Material fand. Halb erwachsene Oogonien (Fig. 1) sind mit dichtem, vielkernigen Cytoplasma erfüllt. Die Kerne besitzen eine deutliche Membran (Fig. 1 und 2), einen einzigen scharf färbbaren Nucleolus und ein deutliches, wenn auch sehr feines Kerngerüst. Ausserdem lässt sich an dem einen oder anderen Kern ein winziges, stark färbbares Körperchen nachweisen (Fig. 4, 5, 6), über dessen Natur die ferneren Entwicklungsstadien der Kerne Aufschluss geben. Es ist ein Zentralkörper. Die Zahl der Kerne kann man mit einiger Annäherung für ein bestimmtes Oogon feststellen, aber solche Zählungen haben wenig Wert, da die Oogoniengrösse und damit die Kernzahl stark schwankt. Die Oogonien bleiben plasmaerfüllt, bis sie etwa ihre endgültige Grösse erreicht haben (Fig. 2). Erst dann fängt das Cytoplasma in der Gegend zwischen der Oogonmitte und dem Oogonstiel (Fig. 3) an, in eine Substanz überzugehen, die sich in ihrer Lichtbrechung, im Verhalten gegen Farbstoffe und gegen wasserentziehende Mittel vollkommen anders verhält, wie das Cytoplasma, aus dem sie hervorgegangen ist. Ich vermute, dass es sich um einen Körper von schleimartiger Beschaffenheit handelt, etwa von der Konsistenz desjenigen, der die zentrale Höhlung der Kugeln von *Volvox globator* ausfüllt. Ausser dem Cytoplasma verfallen sehr bald auch einige Kerne der Degeneration (Fig. 4–6).

Der schleimerfüllte Raum, der also im Gegensatz zu den Angaben von DAVIS schon entsteht, wenn das Oogon noch nicht durch eine Wand abgeschnitten ist, hat zuerst eine mehr oder minder unregelmässige Form und liegt exzentrisch (Fig. 3). Später wird er regelmässiger und mehr konzentrisch (Fig. 4—7). Erst wenn er

eine beträchtliche Grösse erreicht hat, entsteht im Oogonstiel die Trennungswand (Fig. 5). Die Degeneration von Cytoplasma und Kernen schreitet weiter fort, bis schliesslich nur noch ein relativ dünner hohlkugeliger Plasmabelag übrig ist. Die Kerne liegen auf den Schnitten in einer bis höchstens zwei Reihen (Fig. 5 und 6).

Die Einzelheiten des eben geschilderten Prozesses mögen hier etwas näher an der Hand der Figuren 10—18 besprochen werden. Bei der Untersuchung ist es unerlässlich, sämtliche Schnitte, in die ein Oogon zerlegt ist, genau durchzusehen und stets den radialen auszusuchen, bevor man mit dem Zeichnen beginnt, denn nur dieser gestattet ein einigermassen sicheres Urteil über das Alter des Oogons. Eine einwandfreie Altersbestimmung ist aber nötig, um die Figuren richtig aneinanderreihen zu können. TROW sowohl wie besonders DAVIS sind in dieser Beziehung nicht vorsichtig genug gewesen. Bei sämtlichen Saprolegnien und Achlyen, die ich daraufhin an lebendem Materiale mir angesehen habe, ist im Oogonium eine zentrale Vacuole schon dann vorhanden, wenn die Trennungswand noch nicht ausgebildet ist. Man prüfe z. B. daraufhin die Figuren bei DAVIS (5, Fig. 1, 2, 11, 14). In Fig. 1 sind bereits Andeutungen einer Vacuole vorhanden. In Fig. 2 ist der kugelige Teil des schon durch eine Wand abgegrenzten Oogons noch plasmaerfüllt. Diese Figur sowohl wie Fig. 3 sind offenbar Abbildungen von nicht völlig radialen Schnitten, denn das in Fig. 2 abgebildete Stadium müsste schon eine ziemlich grosse Vacuole zeigen.

Mit Vorsicht ausgewählte Schnitte lassen erkennen, dass das Cytoplasma von der Mitte des Oogons nach aussen fortschreitend allmählich umgewandelt wird (Fig. 10—18). Eine Anzahl von Kernen degeneriert (Fig. 10—12, 14—17). Wenn man unvermittelt ältere Stadien der Kerndegeneration sähe (Fig. 12 am rechten Rande), so wäre man nicht imstande, zu sagen, dass das vorliegende Objekt ein Kern sei. Es lassen sich aber alle Zwischenstufen zwischen intakten und vollkommen degenerierten Kernen leicht auffinden. Einige Stufen sind in den Figuren 16, 14, 11, 10, 15, 12 gezeichnet. Es wäre ein leichtes, die Reihe zu vervollständigen. In wenig degenerierten Kernen sind die Kernmembran, der Nucleolus und das Kerngerüst unterscheidbar (Fig. 16 unten). Die Färbbarkeit ist etwa dieselbe wie die intakter Kerne, die Grösse ein wenig geringer. Bei der Verkleinerung färbt sich allmählich der Kerninhalt diffus (Fig. 12) (bei FLEMMING'scher Färbung rot bis blau). Schliesslich sieht man kleiner und kleiner werdende, mit einem hellen Hofe, dem ursprünglich vom Kern eingenommenen Raume, umgebene Klumpen. Die Kerndegeneration kann auf sehr verschiedener Stufe der Entwicklung des Oogons beginnen, wie aus den Figuren 10—12 und 14—16 hervorgeht.

Diejenigen Kerne, welche erhalten bleiben, nehmen während der Oogonentwicklung an Grösse erheblich zu. (Vgl. Fig. 1 mit Fig. 5). Während ihres Wachstums zieht sich ihre Kerngerüstsubstanz auf gewisse Punkte zusammen (Fig. 10—12). Die schon früher als Zentralkörper gedeuteten Gebilde werden leichter sichtbar (Fig. 4, 5, 6, 10, 12).

Mittlerweile hat die Oogonvacuole ihre maximale Grösse erreicht (Fig. 7 und 13). Die Kerne treten jetzt, soweit sie nicht schon der Degeneration verfallen sind, in simultane Teilung ein. Es bilden sich winzig kleine, aber trotzdem scharf hervortretende, intranucleäre Spindeln aus (Fig. 7 und 13), in deren Äquator die oft anfangs etwas exzentrisch liegenden Chromosomen, schätzungsweise 10—14, hineinrücken. Einzelne Kernteilungsfiguren könnten mit einer Synapsis wohl verwechselt werden. An jedem Spindelpole liegt ein Zentralkörper mit deutlicher Strahlung (Fig. 7 und 13). Trotzdem es mir nicht gelungen ist, die Entstehung der beiden Zentralkörper aus dem ursprünglich im Kern vorhandenen einen nachzuweisen, bezweifle ich den Zusammenhang nicht. Bei ausgedehnterer Untersuchung liesse sich dieser Punkt ohne Zweifel selbst bei der wegen der Kleinheit ihrer Kerne nicht gerade günstigen *Saprolegnia monoica* klären. Die Tochterkerne sind anfangs winzig klein, zeigen den Zentralkörper mit Strahlung und das Chromatin. Einzelne Chromosomen kann man nicht erkennen. Sie treten erst hervor, wenn eine Kernmembran an der dem Zentralkörper abgekehrten Seite sichtbar wird (Fig. 14). Man darf sie nicht mit den feinen strichförmigen Gebilden verwechseln, die man in Fig. 14 rechts im Kern sieht und die ich für Reste der Zentralspindel halte. Zu dieser Zeit liegt das Chromatin noch nahe beim Zentralkörper (Fig. 14 links) und verteilt sich erst später wieder über die Kernhöhle, wenn die Eizellen fertiggestellt sind und sich abgerundet haben (Fig. 24 ff.). Die Form der Kerne ist sehr auffallend. Man kann sich deshalb über die falschen Deutungen nicht wundern. Es soll hier besonders betont werden, dass der Zentralkörper stets an der Spitze des Schnabels liegt, der vom Kern ausgeht, und mit ihm verbunden ist (Fig. 14 bis 24). Nach radial auswärts, wie Trow (33) angibt, zeigt er nicht immer.

Von den durch Teilung entstandenen Tochterkernen degeneriert der grössere Teil (Fig. 14—17). Der abweichenden Form der Kerne entsprechend sehen die ersten Stadien der Degeneration etwas anders aus wie die der Mutterkerne (Fig. 14 oben). Später ist der Unterschied weniger auffallend. In der Nähe derjenigen Kerne, welche erhalten bleiben, nimmt das Cytoplasma allmählich an Masse zu, sodass sich nach und nach eine von jedem Kern nach dem Innern des Oogons gerichtete Plasmamasse von der Form eines Kugelsegments

ansammelt (Fig. 15—18). Jede solche Masse liefert später eine Eizelle. Ich habe sehr eingehend untersucht, ob die Polstrahlen bei der Eiballung eine ähnliche Rolle spielt, wie etwa die der Ascuskerne der Ascomyceten bei der Sporenbildung, und bin zu dem Resultat gekommen, dass nichts der Art zu konstatieren ist. Die von den Untersuchungen HARPER's (13) her bekannten Bilder treten hier nicht auf. Trotzdem glaube ich, dass Beziehungen zwischen den Polstrahlen und der Eiballung bestehen, denn ohne Zweifel laufen einige der Strahlen vom Zentralkörper bis an die Peripherie der Eianlage durch.

Die Zerlegung der peripheren Plasmaschicht des Oogons geschieht durch einen Spaltungsprozess. Die Spalten laufen in den dünnen Stellen des plasmatischen Beleges entlang und bilden, von der Oogonoberfläche gesehen, ein Netz von Polygonen. Auf radialen Schnitten erhält man nach Vollendung der Teilung Bilder wie Fig. 19 und 20, auf tangentialen wie Fig. 21. Zur Zeit der Abgrenzung der Eizellen treten in ihnen sehr kleine stark färbbare Körper auf (Fig. 19—21), die später, zur Zeit der Eiabrundung (Fig. 22, 23), verschwinden. Aus welcher Substanz die Körper bestehen, vermag ich nicht zu sagen.

Die Eizellen — ihre Zahl schwankt zwischen 2 und 35 — liegen kurz nach ihrer Bildung auf radialen Oogonschnitten kranzförmig und sind an den Stellen, an welchen sie sich berühren, abgeplattet. Erst allmählich, wenn sie sich über den Oogonhohlraum verteilen (Fig. 8), runden sie sich ab und nehmen ziemlich genau Kugelform an (Fig. 22—24). Vom schleimigen Oogoninhalt (angedeutet in den Fig. 10—18) ist zu dieser Zeit nichts mehr nachzuweisen. Vielleicht wird er z. T. bei den Eibildungsprozessen aufgebraucht.

Die Oogonmembran ist farblos, glatt und anfangs sehr dünn. Später wird sie dicker, aber sie bleibt immer ziemlich zart und besitzt an einigen Stellen kreisrunde Tüpfel (Fig. 8, 9, 14).

Die erwachsenen Oogonien sind kugelig, haben einen Durchmesser von 40—80 μ und sitzen am Ende von etwa 10 μ dicken, meist geraden, sehr selten bis spiralig gewundenen Stielen, deren Länge etwa dem Oogondurchmesser gleichkommt oder ihn um wenig übertrifft. Die Oogonien werden meist in grosser Zahl entwickelt und sind traubig angeordnet. Es braucht kaum erwähnt zu werden, dass auch intercalare und sonst von der Regel abweichende Oogonien bisweilen gebildet werden. Mit der Beschreibung von abweichenden Formen könnte man Seiten füllen.

Antheridienentwicklung.

Die Antheridienäste entspringen aus dem Oogonstiel oder aus dem Faden, welcher den Oogonstiel trägt. Dann und wann kommen

auch Antheridienäste von entfernteren Fäden, doch ist dieser Fall selten. In weitaus der Mehrzahl der Fälle wachsen zu einem Oogonium mehrere Antheridienäste hin (Fig. 6, 8, 9) und schon auf mehr oder minder früher Entwicklungsstufe liegen sie der Oogonwand an (Fig. 2, 3). Nach antheridienfreien Oogonien sucht man vergebens. Das Antheridium wird durch eine Wand abgeschnitten, wenn im Oogonium sich die zentrale Vacuole bereits ausgebildet hat. Zu dieser Zeit enthält das Antheridium ein nicht sehr dichtes Cytoplasma und eine wechselnde Zahl von Kernen (Fig. 2—6), die in ihrer Struktur von denen des Oogons höchstens insofern abweichen, als sie sich weniger intensiv färben. Die Kerne machen im Antheridium etwa gleichzeitig mit denen im Oogonium eine Teilung durch, die der der Oogoniumkerne gleicht. Die Strahlung um die Zentralkörper herum während der Kernteilung ist nicht so deutlich, wie bei der Teilung der Oogonkerne. Wenn die Eizellen ausgebildet sind, treibt das Antheridium, soweit ich beobachtet habe, einen Schlauch ins Oogonium hinein (Fig. 9). Ob als Eingangspforte stets einer der Tüpfel benutzt wird, möchte ich unentschieden lassen. Die Antheridienschläuche können sich sehr verschieden verhalten. Im einfachsten Falle wachsen sie direkt ohne weitere Verzweigung auf je ein Ei los; häufiger verästeln sie sich. Oft entsteht schliesslich ein förmliches Verzweigungssystem, dessen Äste an vier, fünf und mehr Eier herantreten.

Befruchtung und Oosporenbildung.

Über das Bestehen einer Befruchtung sind bei *Saprolegnia monoica* keine Zweifel möglich. Der Antheridienschlauch dringt mit seiner Spitze in das Eiplasma ein, bleibt aber vorläufig geschlossen (Fig. 26). Im Ei sammelt sich an der Eintrittsstelle des Schlauches ein dichteres, sich stark färbendes Plasma an, über dessen Verteilung man sich aus den Figuren 27 und 28 orientiert. Endlich öffnet sich der Antheridienschlauch und entlässt einen von seinen Kernen (Fig. 28), der sich wohl ziemlich schnell zum weiblichen hinbewegt, denn Bilder, die den Kern auf dem Wege von seiner Eintrittsstelle zum Eikern zeigen, sind ziemlich selten. Männlicher und weiblicher Kern legen sich fest aneinander (Fig. 29, 30, 31). Der männliche hat an Grösse bedeutend zugenommen und am weiblichen ist der Zentralkörper nicht mehr nachzuweisen. In beiden beobachtet man ein deutliches Kerngerüst, in dem sich das Chromatin auf gewisse Punkte zusammengezogen hat (Fig. 29—32). Die Grössendifferenz zwischen den Sexualkernen wird immer kleiner, bis man schliesslich den männlichen Kern kaum noch als solchen erkennt (Fig. 31, 32). Die trennenden Membranen zwischen beiden Kernen sind aber immer

noch sichtbar (Fig. 32). Erst nach längerer Zeit verschwinden sie und es bildet sich ein grosser Oosporenkern (Fig. 33).

Während des Kernverschmelzungsprozesses hat sich die Oospore mit einer anfangs dünnen, im Verlauf der Eientwicklung dicker und dicker werdenden Membran umgeben, die aus einer äusseren dünneren und einer inneren dickeren Schicht besteht. Die Oosporenmembran ist glatt und farblos.

Das Ende des Antheridienschlauches wird bald wieder verschlossen. Er enthält eine Reihe von Kernen, die nicht verwendet werden.

Von Kernteilungsfiguren in keimenden Oosporen sind mir nur durch Zufall einige der ersten Stadien zu Gesicht gekommen. Systematische Versuche, Sporen zur Keimung zu bringen, hatten bisher keinen rechten Erfolg.

3. Allgemeine Erörterungen.

Über die Kernverhältnisse im Oogonium.

Auf Grund meiner Befunde will ich die oben erwähnten Streitpunkte diskutieren. Nach meiner Meinung kann es keinem Zweifel unterliegen, dass im Oogon nur eine Kernteilung stattfindet. DAVIS (5) ist der gleichen Ansicht, wie ich, dagegen nimmt, wie schon erwähnt, TROW (33) zwei Kernteilungen an. Ich muss gestehen, dass ich in TROW's Abbildungen und in seiner Schilderung keinen Beweis für das Bestehen zweier Kernteilungen erblicken kann; andererseits kann man auf Grund der Bilder von DAVIS den Beweis für das Stattfinden einer Teilung auch nicht liefern. TROW bemerkt mit Recht, dass DAVIS' Figuren z. T. nach tangentialen Schnitten entworfen sind und tangentiale Schnitte sind nicht entscheidend.

Auf jeden Fall sind TROW's eigene Angaben auffallend und es drängt sich die Frage auf: Wie ist er dazu gekommen? Ich lege mir auf Grund meiner Beobachtungen die Sache so zurecht: Zu der Zeit, in der im Oogon die Kernteilung vor sich geht, ist, wie schon erwähnt, eine schleimerfüllte zentrale Vacuole vorhanden. Ihr Inhalt kontrahiert sich offenbar unter der Wirkung des Alkohols — bei der Entwässerung zum Zwecke der Einbettung — mehr oder minder stark und es kommt häufig vor, dass die Oogonwand mit dem sie innen überkleidenden Protoplasma stellenweise durch die Kontraktion des Vacuoleninhalts nach innen gezogen wird. Oogonien dieses Alters erscheinen daher nicht selten an einer Seite eingedrückt oder gar aufgerissen und die an den Riss anstossenden Ränder nach innen eingebogen. Schneidet man bei bloss eingedrückter Oogonwand

tangential zur Druckstelle, so sieht es aus, als ob das Oogon plasmaerfüllt sei. Kernteilungsfiguren liegen in gewissen Fällen in einigen Schnitten überall, selbst in der Mitte. Auf anderen Schnitten ist zwar die Vacuole getroffen, aber sie erscheint klein und der Protoplasmabelag dementsprechend dick. In beiden Fällen sieht es so aus, als fände schon dann eine Kernteilung im Oogon statt, wenn es noch stark mit Protoplasma erfüllt ist. Bei kritischer Prüfung überzeugt man sich aber bald, dass immer nur eine Teilung stattfindet und zwar dann, wenn der Protoplasmabelag schon sehr dünn geworden ist.

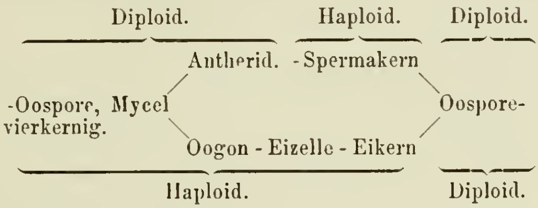
Kernteilungsbilder, wie sie z. T. TROW in seinen Fig. 18, 1—17 gibt, habe ich niemals beobachten können. Ich bin ausser stande, mir zu erklären, wie er zu diesen Bildern kommt. Dass so grosse Unterschiede im Verhalten der Kerne von *Achlya de Baryana* und *Saprolegnia monoica* bestehen sollten, möchte ich vorläufig nicht annehmen, wenn ich auch den Beweis für meine Behauptung im einzelnen schuldig bleiben muss. Nach gelegentlichen Beobachtungen verhält sich *Achlya* gerade so, wie *Saprolegnia.* Genauere Untersuchungen müssen die Frage entscheiden.

Da nach meinen Untersuchungen im *Saprolegnia*-Oogonium die Kerne sich nur einmal simultan teilen, so ist eine Chromosomenreduktion, wie sie TROW (33) vermutet, in hohem Grade unwahrscheinlich. Denn soweit wir bisher wissen, wird die Reduktion durch zwei kurz aufeinanderfolgende Teilungen bewirkt und die finden bei *Saprolegnia monoica* jedenfalls nicht statt. Die Kernteilung im Oogon und die ihr vorausgehende liegen weit auseinander. Ausserdem unterscheiden sich die Kernteilungsfiguren nicht wesentlich. Ich schätze die Zahl der Chromosomen bei *S. monoica* auf etwa 10 bis 14, während TROW bei der ersten Karyokinese acht, bei der zweiten vier Chromosomen gefunden haben will. Die Differenzen in TROW's und meinen Angaben sind gross, aber bei der Winzigkeit der Chromosomen nicht überraschend.

Scheint es mir nach dem oben Ausgeführten schon zwecklos, die Reduktionsteilung im Oogonium suchen zu wollen, so habe ich andererseits Anhaltspunkte dafür, dass sich die Chromosomenreduktion bei der Keimung der Oospore vollzieht. Einzelne Bilder von Kernen in solchen Oosporen, die mit dem überimpften Mycel in die Kulturen gekommen waren, können nur als Stadien einer heterotypischen Kernteilung gedeutet werden.

Wenn es richtig ist, dass die Reduktionsteilung bei der Oosporenkeimung vollzogen wird, so lägen bei *Saprolegnia* dieselben Verhältnisse vor, die ALLEN (1) bei der Zygotenkeimung von *Coleochaete* festgestellt hat und die wohl auch bei anderen grünen Algen mit Einschluss der Characeen sich zeigen werden. Eine Generation mit doppelter Chromosomenzahl gäbe es dann bei *Sapro-*

legnia nicht. Die Oospore wäre zwar diploidisch, aber ihre Chromosomen bivalent, daher die Zahl der Chromosomen die gleiche wie im Gametophyten. Trotz der Zahlengleichheit sehe ich keinen Grund, weshalb man bei *Saprolegnia* die diploidische Oospore nicht als Sporophyten bezeichnen soll. Auch bei den Archegoniaten halte ich es im Gegensatze zu COULTER und CHAMBERLAIN (3) für besser, den Gametophyten nicht mit den sog. Mikrosporen- und Makrosporenmutterzellen (Gonotokonten) beginnen zu lassen, sondern mit den Mikro- und Makrosporen (Gonen) selbst. Im Prozess der Reduktionsteilung sehe ich also, um es kurz zu sagen, eine Betätigung des Sporophyten. Erst wenn der Prozess vollendet ist, lässt man zweckmässig den Gametophyten beginnen. Schematisch kann man den Entwicklungsgang von *Saprolegnia monoica* so darstellen, (die obere Klammer deutet die Verteilung der Generationen nach TROW, die untere nach meiner Auffassung an):



Trifft, wie ich vermute, meine Auffassung zu, so verdienen auch die Kernverhältnisse bei den *Monoblepharideae*, *Albuginaceae* und *Peronosporaceae* eine erneute Prüfung.

Bei den *Monoblepharidaceae* gibt VON LAGERHEIM (17) überhaupt keine Kernteilung im Oogon an. Über die Kernverhältnisse des jungen Oogons und Antheridiums weiss man nichts. Bei *Pythium* haben TROW (32) und MIYAKE (18) nur eine Kernteilung im Oogon gefunden. Bei den untersuchten *Albugo*-Arten sind von STEVENS (25—29) und RUHLAND (21) zwei Teilungen festgestellt. Nur bei *Albugo candida* sind die Angaben nicht ganz sicher. Bei *Peronospora* (37) hat WAGER nur eine, RUHLAND (21) zwei Teilungen beschrieben. Bei *Plasmopara* sollen nach ROSENBERG (19) und RUHLAND (21) zwei Teilungen vorkommen:

Die Verschiedenheit der Angaben könnte ihre Ursache entweder in einer Verschiedenheit der Objekte oder aber in der Unzulänglichkeit der Beobachtungen haben. Nur zuverlässige Neuuntersuchungen können die Entscheidung für die eine oder die andere Möglichkeit bringen. ROSENBERG ist auf Grund seiner Untersuchungen an *Plasmopara alpina* geneigt, die Teilungen im Oogon für allotypisch zu halten. Er meint, „dass das Vorhandensein von Synapsis und Sichelstadium in den Kernen, während des ersten Teilungsschrittes, auf eine Chromosomenreduktion deutet“. RUHLAND führt andererseits

an, der Vergleich der ersten Teilungsfiguren im Oogon mit den unzweifelhaft typischen Karyokinesen bei der Bildung der Conidien zeige, dass von Reduktionsteilung keine Rede sein könne. Wenn man die Chromosomen auch nicht exakt zählen könne, so sei doch soviel klar, dass die eine Chromosomenzahl nicht doppelt so gross sei, wie die andere. Viel eher, meint er, käme die zweite Teilung im Oogon als Reduktionsteilung in betracht, indessen sei die Deutung schwierig.

Ich glaube, dass die wenigen, durchaus lückenhaften Beobachtungen, die ich an Saprolegniasporen machen konnte, auch auf die *Albuginaceae* und *Peronosporaceae* ein Licht werfen und dass wir nach der Reduktionsteilung bei diesen Gattungen in der keimenden Oospore zu suchen haben.

Die Frage nach der Natur der stark färbbaren Körper in der Nähe der Sperma- und Eikerne.

Auf Grund meiner Untersuchungen kann es nicht zweifelhaft sein, dass die stark färbbaren Körperchen an den Kernen, die auch TROW (33) und DAVIS (5) abbilden, Zentralkörper sind. An den Kernen der allerjüngsten Oogonentwicklungsstufen gelang es mir bisher nicht, sie nachzuweisen, wohl aber sind sie an dem einen oder anderen Kern etwas älterer Oogonien als winzig kleine, aber scharf begrenzte Pünktchen zu sehen (Fig. 4, 5, 6), von denen in manchen Fällen eine schwache Strahlung ausgeht. Wie sie sich während der allerersten Kernteilungsstadien verhalten, konnte ich nicht feststellen, aber an jedem Pole der entwickelten Spindel liegen wieder dieselben, mit Strahlung umgebenen Körperchen (Fig. 7, 13). Bei der Kernteilung bekommt jeder Tochterkern eines von ihnen mit. Das Zentralkörperchen nimmt stets die Spitze eines schnabelförmigen Kernfortsatzes ein (Fig. 13—27). In diesem Punkte weichen meine Ergebnisse also sowohl von denen TROW's, der in der Annahme der Zentralkörpernatur dieser Gebilde mit mir übereinstimmt, wie auch von denen DAVIS' ab, der sie mit den Coenocentren der *Peronosporaceae* in Beziehung bringt. Ich glaube, dass an der Richtigkeit meiner Untersuchungsresultate um so weniger zu zweifeln ist, als sie in voller Übereinstimmung mit dem stehen, was man in letzter Zeit über die Kernteilung der *Ascomyceten* festgestellt hat. Man braucht nur die Figuren vor allem von HARPER (12—15) und GUILLIERMOND (9—11) mit meinen zu vergleichen, um sofort zu sehen, dass die Kernteilungsvorgänge bei den *Saprolegnien* und. den *Ascomyceten* weitgehend übereinstimmen, offenbar nicht zufällig. Bei den *Peronosporaceae* sind leider die Eibildungsprozesse nicht so weit ins Detail verfolgt. Ich vermute, dass man auch dort, um es kurz zu sagen,

geschnäbelte Kerne mit Centrosomen an der Schnabelspitze finden wird. Die Anfangsstadien der Kernteilung stimmen mit denen von *Saprolegnia* vollkommen überein. Man vergleiche die Fig. 1—5 von RUHLAND (21) oder die Fig. 20—23 von ROSENBERG (19) mit meinen Fig. 4—7, 10—13. Vom Augenblick des Verschwindens des Eikernschnabels ab gelang es mir nicht mehr, den Zentralkörper zu finden. Sein Verhalten bei der Befruchtung klar zu legen, ist mir also ebensowenig gelungen wie TROW. Nach den neueren Untersuchungen HARPER's über *Phyllactinia* (15) ist es wahrscheinlich, dass bei der Verschmelzung der Kerne auch die Zentralkörper sich vereinigen. Für die Kernverschmelzung im jungen Ascus bei *Phyllactinia* muss der Nachweis als erbracht angesehen werden (HARPER 15), dagegen weiss man über das Verhalten der Zentralkörper der Sexualkerne auch bei *Phyllactinia* nichts Näheres. Es wäre interessant, zu untersuchen, ob bei den Pilzen vielleicht ganz allgemein eine Abweichung vom BOVERI'schen Schema (2) der Kernverschmelzung vorkommt.

Es ist wahrscheinlich, dass den *Saprolegnia*-Kernen aller Entwicklungsstufen Zentralkörper zukommen. Für die Stadien von den älteren Eikernen bis zu den jüngeren Oogonkernen wäre der Nachweis noch zu liefern. Von den Kernen im Oogon kann man schon jetzt sagen, dass sie wie die der *Ascomyceten* (z. B. *Phyllactinia*, HARPER 15) polarisiert sind. Der Zentralkörper ist nicht bloss ein färbbarer Körper, sondern die Chromosomen sind mit ihm sicher zeitweise, wahrscheinlich dauernd verbunden und stehen unter seinem Einfluss. Ruhende Kerne besitzen einen, in Teilung begriffene Kerne zwei Zentralkörper, erstere sind uni-, letztere bipolar. Die Wiederherstellung der Tochterkerne, soweit sie bisher zu verfolgen war, geschieht unter dem Einfluss von Zentralkörpern.

Die Anschauung DAVIS' (5, 7) erledigt sich damit von selbst. Mit den Coenocentren der *Peronosporeen* haben die oben als Zentralkörper angesprochenen Gebilde nichts zu tun.

Hier mögen einige Worte über das Ovocentrum TROW's (33) gesagt werden. Wie schon erwähnt, versteht TROW darunter eine Ansammlung von dichterem, stärker färbbaren Plasma um den Eikern herum. An stark gefärbtem Material kann man eine solche Ansammlung wohl beobachten, aber an Präparaten, die mit Saffranin-Gentianaviolett-Orange gefärbt und gut differenziert sind, findet man kaum eine Andeutung davon. Der Terminus Ovocentrum scheint mir entbehrlich zu sein.

Die Sexualität der Saprolegnien.

Wenn ich dann endlich noch die Frage nach dem Vorhandensein eines Sexualaktes bei *Saprolegnia monoica* hier besprechen soll, so

bleibt darüber wenig zu sagen. An der Sexualität dieser Spezies ist nicht zu zweifeln. Im Gegensatz zu Davis (5) will ich hier betonen, dass ich während meiner Untersuchungen niemals zwei- oder dreikernige Eier beobachtet habe, obwohl ich auf diesen Punkt ganz besonders meine Aufmerksamkeit richtete. Wenn Davis (5) von sich behauptet: „I found that binucleate eggs, young and old, were quite common in an apandrous[1]) form of Saprolegnia mixta, and that by the methods of oogenesis bi- and trinucleate eggs might be expected in any of the Saprolegniales", so kann ich dem natürlich nicht widersprechen, da ich *Saprolegnia mixta* nicht untersucht habe, aber ich möchte doch zu bedenken geben, dass man die plasmaarmen Antheridienschläuche leicht übersehen kann. Vielleicht waren die „binucleate eggs" junge zweikernige Oosporen.

Der von Davis geforderte Beweis der Verschmelzung von Antheridienästen und Eiern ist schon von Trow (31, 33) erbracht und ich kann Trow's Angaben auf Grund vieler Beobachtungen bestätigen. Man sieht am lebenden Objekt schon bei mittlerer Vergrösserung an günstig liegenden Oogonien die Antheridienäste zu den Eiern hinwachsen und sich an sie anlegen. Durch das Studium von fixierten und gefärbten Schnittpräparaten ergänzt man die Beobachtungen am lebenden Objekt dahin, dass der Schlauch sich nach dem Eindringen in das Ei öffnet und einen Kern entlässt, der mit dem Eikern nach längerer Zeit verschmilzt.

Die Sexualität bei einer Reihe von *Saprolegniaceae* ist endgültig erwiesen. Andere Formen sind sicher apogam. Es wird eine schwierige, aber lohnende Aufgabe sein, die Cytologie der sexuellen und apogamen Formen miteinander zu vergleichen.

Zusammenfassung.

Saprolegnia monoica entwickelt Antheridien und Oogonien. Die Oogonien sind im Jugendzustande plasmaerfüllt und enthalten viele Kerne. Später tritt eine von der Oogonmitte gegen die Peripherie hin fortschreitende Degeneration von Plasma und Kernen ein, die so lange anhält, bis nur noch ein dünner Plasmabelag mit wenigen Kernen übrig ist. Die Kerne teilen sich einmal simultan mitotisch. Das gleiche gibt Davis an, während Trow zwei Teilungen beobachtet haben will. Um einige der Tochterkerne ballen sich die Eier. Jedes Ei ist einkernig; der Eikern zeigt anfangs ein Centrosom. Die Antheridien treiben durch die Tüpfel der Oogonmembran hindurch Fortsätze ins Oogoninnere hinein, die entweder einfach bleiben oder sich verzweigen, in jedem Falle aber sich an die Eizellen an-

1) Von mir gesperrt.

legen und einen Kern in sie hineingeben, der mit dem Eikern verschmilzt. Infolgedessen sind ältere Oosporen stets einkernig.

Die von DAVIS für Coenocentren gehaltenen, stark färbbaren Körper in der Nähe der Kerne der Eizellen sind identisch mit den oben erwähnten Centrosomen, die an der Spitze eines vom Kern ausgehenden Schnabels liegen.

Eine Reduktion der Chromosomen findet im Oogon nicht statt. Einige Kernbilder aus älteren Oosporen lassen kaum noch Zweifel, dass sie sich erst in der keimenden Oospore vollzieht.

Literatur.

1. ALLEN, C. E.. Die Keimung der Zygote bei Coleochaete. Ber. der Deutschen Bot. Ges. 1905. **23**, 285—292.
2. BOVERI, Th., Das Problem der Befruchtung. Jena 1902.
3. COULTER, J. M. and CHAMBERLAIN, C. J., Morphology of Angiosperms. New York 1903.
4. DAVIS, B. M., The fertilisation of Albugo candida. Botanical Gazette 1900. **29**, 297 - 311.
5. —, Oogenesis in Saprolegnia. Botanical Gazette 1903. **35**, 233—250, 320 - 350.
6. —. Referat über Rosenberg, Botanical Gazette 1903. **36**, 154 - 155.
7. —. Fertilisation in the Saprolegniales. Botanical Gazette 1905. **39**, 61—64.
8. FISCHER, A., Phycomycetes. Rabenhorst's Kryptogamenflora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. II. Aufl. 1892. **1**, 4 Leipzig.
9. GUILLIERMOND, A., Contribution à l'étude de la formation des asques et de l'épiplasme des Ascomycètes I. Revue générale de Botanique. 1903. **16**, 50 - 66.
10. —, Recherches sur la karyokinèse chez les Ascomycètes. Revue générale de Botanique. 1904. **16**, 129—153.
11. —, Remarques sur la Karyokinèse des Ascomycètes Annales Mycologici 1905. **3**, 343 - 361.
12. HARPER, R. A, Beiträge zur Kenntnis der Kernteilung und Sporenbildung im Ascus. Ber. der deutschen Bot. Gesellschaft 1895. **13**, (67) - (78).
13. —, Kernteilung und freie Zellbildung im Ascus. Jahrb. für wissenschaftliche Botanik. 1897. **30**, 249—284.
14. —, Sexual reproduction in Pyronema confluens and the morphology of the ascocarp. Ann. of Botany 1900. **14**, 321—400.
15. —, Sexual reproduction and the organisation of the nucleus in certain mildews. Carnegie institution of Washington. Publication No. 37. Washington DC. 1905.
16. HUMPHREY, J. E., The Saprolegniaceae of the United States, with notes on other Species. Transactions of the American Philosophical Society, Philadelphia 1893. **17**, 63 - 148.
17. LAGERHEIM, G. VON, Untersuchungen über die Monoblepharideen. Bihang till K. Svenska, Vet.-Akad. Handl. 1900. **25**, Afd. 3, Nr. 8.

18. MIYAKE, K., The fertilisation of Pythium de Baryanum. Ann. of Botany 1901. **15**, 653–667.
19. ROSENBERG, O., Über die Befruchtung von Plasmopara alpina (Johans.). Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar. 1903. **28**, Afd. 3. Nr. 10. 1–20.
20. RUHLAND, W., Die Befruchtung von Albugo Lepigoni und einigen Peronosporeen. Hedwigia 1902. **41**, 179.
21. —, Studien über die Befruchtung der Albugo Lepigoni und einiger Peronosporeen. Jahrb. f. wissenschaftliche Bot. 1904. **39**, 135—166.
22. —, Zur Kenntnis der intracellularen Karyogamie bei den Basidiomyceten. Bot. Zeitung 1901. **58**, 187–206.
23. SCHRÖTER, J., Engler und Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien **1**. 1. 93–107. Saprolegniineae. Monoblepharidineae. Leipzig 1897.
24. —, Die Pilze Schlesiens. Kryptogamenflora von Schlesien. Herausgegeben von F. Cohn. Breslau 1889. **3**, 1. 175–257.
25. STEVENS, F. L., The compound oosphere of Albugo Bliti. Botan. Gazette 1899 **28**, 149–176, 225–245.
26. —, Die Gametogenese und Befruchtung bei Albugo. Ber. d. deutschen Bot. Ges. 1901. **19**, 171—176.
27. —, Gametogenesis and Fertilisation in Albugo. Botan. Gazette 1901. **32**, 77–98, 157–169, 238–261.
28. —, Studies in the fertilisation of Phycomycetes. Botan. Gazette 1902. **34**, 420–425
29. —, Oogonesis and fertilisation in Albugo Ipomoeae-Panduranae. Botanical Gazette 1904. **38**, 300–302.
30. TROW, A. H., The Karyology of Saprolegnia. Ann. of Bot. 1895. **9**, 609–652.
31. —, Observations on the biology and cytology of a new variety of Achlya Americana. Ann. of Bot. 1899. **13**, 131–179.
32. —, Observations on the biology and cytology of *Pythium ultimum*. Ann. of Botany 1901. **15**, 269–312.
33. —, On fertilisation in the Saprolegniaceae. Ann. of Botany 1904. **18**, 541—569.
34. —, Fertilisation in the Saprolegniales. Botanical Gazette 1905. **39**, 300.
35. WAGER, H., Observations on the structure of the nuclei of Peronospora parasitica. Ann. of. Bot. 1889. **4**, 127–146.
36. —, On the structure and reproduction of Cystopus candidus Lev. Ann. of Bot. 1896. **10**, 295—342.
37. —, On the fertilisation of Peronospora parasitica. Ann. of Bot. 1901. **14**, 263–279.

Figurenerklärung.

Sämtliche Figuren beziehen sich auf *Saprolegnia monoica* und wurden mit Hilfe des ABBE'schen Zeichenapparates nach Schnitten gezeichnet, die mit Saffranin Gentianaviolett-Orange gefärbt waren.

Vergrösserung der Fig. 1—9 570:1. Zeiss Comp. Ocular 4. Homog. Imm. 2 *mm*. Ap. 1.4, der Fig. 10—33 1530:1. Zeiss Comp. Ocular 12. Homog. Imm. 2 *mm*. Ap. 1,4.

Tafel VI.

Fig. 1. Radialer Längsschnitt durch ein halberwachsenes Oogonium.

„ 2. Radialer Längsschnitt durch ein etwas älteres Oogonium. Im Stiel beobachtet man eine starke Plasmaansammlung. Am linken Oogonrand liegt ein quergeschnittener Antheridienast.

„ 3. Radialer Längsschnitt durch ein Oogonium zur Zeit des Beginns der Plasma- und Kerndegeneration. In einem unregelmässig umrissenen Bezirk ist das Plasma bereits degeneriert. Am rechten Oogonrande ist ein Antheridienast teilweise längs geschnitten.

„ 4. Oogonquerschnitt. Protoplasma in der Mitte des Schnittes bereits degeneriert. Im wandständigen Cytoplasma intakte Kerne (z. T. mit deutlichem Zentralkörper *c*) und in Degeneration begriffene *d*. Zwei Antheridienäste sind getroffen.

„ 5. Radialer Längsschnitt durch ein älteres Oogon. Wandständiger Plasmabelag ziemlich dünn. Einzelne Kerne mit Zentralkörpern *c*. *d* degenerierte Kerne. Rechts unten ein Antheridienast quergeschnitten. Im Oogonstiel ist bereits eine Wand gebildet.

„ 6. Oogonium quer geschnitten. Der wandständige Protoplasmabelag ist sehr dünn geworden. *c* Zentralkörper, *d* degenerierter Kern, *a* Antheridienäste.

„ 7. Oogoniumquerschnitt. Kerne in Teilung. An den Spindelpolen liegen Zentralkörper.

„ 8. Oogonium mit elf Eizellen. Vier davon sind nur eben noch getroffen. Zwei Antheridienäste *a*, im oberen einzelne Kerne mit Zentralkörpern. Fig. 8a. Vergrösserung 1530 : 1. Stück eines Antheridienastes mit zwei Kernen mit je einem Zentralkörper.

„ 9. Oogonium, längsgeschnitten, mit Oosporen. Zwei Antheridien *a*, von denen eines einen verästelten Schlauch getrieben hat.

„ 10—18. Stücke aus dem Plasmabelag verschieden alter Oogonien. *a* Antheridienast, *d* degenerierende Kerne, *c* Zentralkörper.

„ 10—12. Stadien mit ruhenden Kernen.

„ 13. Kernteilung im Oogon (vgl. Fig. 7).

„ 14—15. Tochterkerne. An ihrem zugespitzten Ende liegt ein Zentralkörper und in dessen Nähe das Chromatin.

Tafel VII.

Fig. 15 u. 16. Erste Stadien der Eibildung. In der Nähe jedes Kerns hat das Cytoplasma an Menge zugenommen.

„ 17 u. 18. Die Eianlagen haben sich vergrössert.

„ 19 u. 20. Junge noch nicht abgerundete, peripher gelegene Eizellen.

„ 21. Junge, tangential durchschnittene Eizellen.

„ 22 - 24. Junge, in verschiedenen Stadien der Abrundung begriffene Eizellen.

„ 25. Eizelle kurz vor der Befruchtung.

„ 26. In das Ei rechts dringt ein Antheridienschlauch ein. Der Schlauch ist noch ungeöffnet. An seiner Spitze liegt ein Kern.

„ 27 u. 28 Geöffnete Antheridienschläuche. In dem in Fig. 27 abgebildeten Schnitte ist der männliche Kern nicht getroffen.

„ 29—33. Verschiedene Stadien der Verschmelzung des männlichen mit dem weiblichen Kerne.

Berlin NW. 7, Dorotheenstrasse 5, den 30. Oktober 1907.
Botanisches Institut.

---

6. Johannes Buder: Untersuchungen zur Statolithenhypothese.

(Eingegangen am 26. November 1907.)

Der Hypothese NĚMECs und HABERLANDTs, in den mit leichtbeweglicher Stärke begabten Zellen der Wurzelhaube und Stärkescheide Organe zur Perception des Schwerereizes zu sehen, ist es bisher noch nicht gelungen, die abwartende oder gar gänzlich ablehnende Haltung mancher Physiologen zu überwinden: sei es, dass diese Forscher den für die Hypothese sprechenden, anatomischen Befunden keine wesentliche Bedeutung zumessen, sei es, dass sie die experimentellen Belege nicht für eindeutig und einwandfrei halten, oder auf Versuchsanordnungen hinweisen, die zu Krümmungen führen, ohne dass es zur einseitigen Ansammlung der Stärke käme.

Die auffallende Korrelation zwischen dem Vorkommen beweglicher Stärke und geotropischer Reaktionsfähigkeit war der Ausgangspunkt der Hypothese. Sie ist in den Arbeiten von HABERLANDT (1900, 1902, 1903), NĚMEC (1900, 1901, 1902), SCHRÖDER (1904) und TISCHLER (1905) für eine so grosse Zahl von Objekten — die sich noch leicht vermehren liesse — festgelegt, dass die wenigen Fälle, wo man ähnliche „Statolithenstärke" in reaktionslosen Organen vorfand (vgl. die Zusammenstellung bei LINSBAUER 1907), vollständig dagegen verschwinden und den Wert der Korrelation nicht ernstlich in Frage zu stellen vermögen. Man wird also HABERLANDT verstehen können, wenn er (Jahrb. f. wiss. Bot. 1905, S. 333) sagt: „Ich kann mich nicht dabei beruhigen, dass sie ein blosser „Zufall" sei." Andererseits wird man den Gegnern zugeben müssen, dass auf rein anatomische Befunde eine physiologische Theorie von solcher Tragweite nicht aufgebaut werden darf. Sie können nur als Fingerzeig dienen, wo und wie die experimentelle Forschung einzusetzen hat.

Die experimentelle Begründung der Hypothese lässt aber — nicht nur in den Augen der Gegner — noch zu wünschen übrig, wenn schon es diesen bisher noch nicht gelungen ist, ein über-

zeugendes Argument dagegen ins Feld zu führen. Die folgenden Abschnitte mögen einen bescheidenen Beitrag zur Lösung des Problems liefern.

Technik.

Um den Gedankengang in der Darstellung der Untersuchungen nicht unnötig oft durch technische Kleinigkeiten unterbrechen zu müssen, will ich diese Dinge hier zusammenfassen und an den betreffenden Stellen des Textes darauf verweisen.

Kultur und Vorbehandlung. Von *Ricinus* benutzte ich zu meinen Versuchen die Hypocotyle einiger Gartenformen, die ich aus der Samenhandlung von KLAR, Berlin, unter dem Namen *R. bourboniensis* × *arboreus* und *bourboniensis* × *minor* bezog. Diese Pflanzen, sowie *Vicia faba* wurden im Mistbeet im Universitätsgarten kultiviert. *Vicia faba* wurde für die Versuche in der von BACH 1907 beschriebenen Weise mit Stecknadeln auf Korkstreifen befestigt. *Capsella* wurde auf ihrem natürlichen Standort (flaches Dach eines Institutsgebäudes), und zwar die Hauptaxen kleiner Exemplare, unter Wasser abgeschnitten, dann mit einem Wattebäuschchen in mit Wasser gefüllten, etwa 7 *cm* langen, 0,7 bis 0,9 *cm* weiten Glasröhrchen befestigt, und diese sofort senkrecht in ein Gefäss mit feuchtem Sand gesteckt. Die mit einer Glocke bedeckten Pflanzen wurden dann im dunklen Raum mehrere Stunden sich selbst überlassen. Durch diese Behandlung wurde eine vorherige Reizung möglichst ausgeschlossen und ausserdem dafür gesorgt, dass irgend welche, doch vorhandenen geo- oder heliotropischen Reizungen in dieser Zeit ausklingen oder zur Geltung kommen konnten. Zum Versuche wurden aus dem so vorbereiteten Material etwa die Hälfte, die gleichmässigsten Exemplare, ausgewählt.

Die Glasröhrchen kamen dann in eine mit Löchern versehene Scheibe, die der Achse des Klinostaten und der übrigen Apparate genau aufgepasst war. Die Scheibe bestand aus Weissbuchenholz und hatte einen Durchmesser von 22 *cm*, eine Dicke von etwa 3 *cm*. Die Mittelpunkte der Löcher befanden sich auf concentrischen Kreisen mit Radien von 2, 4, 6, 8 und 10 *cm*. In diese Löcher, deren lichte Weite etwa 1,2 *cm* betrug, wurden zum Gebrauche kleine Stücke Gummischlauch gesteckt, und die aussen etwas angefeuchteten Röhrchen unter leichtem Hin- und Herdrehen hineingeschoben. Auf diese Weise war es möglich, die für die Versuche bestimmten Exemplare schnell und bequem am Klinostaten oder der Centrifuge zu befestigen.

Für die Kultur von *Lepidium sativum* hat sich eine Methode, deren Anregung ich Herrn Dr. P. CLAUSSEN verdanke, in folgender Form vorzüglich bewährt. Die Samen von *Lepidium* wurden, um sie von anhaftenden Bakterien usw. zu befreien, etwa 2 Minuten in einem Kölbchen mit absolutem Alkohol durchgeschüttelt, dann der Alkohol abgegossen und die letzten Spuren davon durch mehrmaliges Auswaschen mit sterilem Wasser entfernt. Die so behandelten Samen kamen in eine Petrischale, um, von dünner Schicht sterilen Wassers bedeckt, 12—24 Stunden zu quellen, bis die Wurzeln als weisse Spitzchen hervorbrachen. Die Samen wurden dann auf sterilem Fliesspapier ein wenig getrocknet und nun in gerader Reihe, etwa 8–10 in Petrischalen auf etwa fünfzehnprocentige, erstarrte Gelatine (nur Leitungswasser und Gelatine) gelegt, an der sie mit ihrer Schleimhülle fest haften bleiben. Die Petrischalen wurden in einem Kästchen so senkrecht gestellt, dass die Reihen der Samen horizontal gerichtet waren. Nach 24—48 Stunden, je nach der Temperatur, waren die Kulturen gebrauchsfertig. Die an der Gelatine entlang gewachsenen Wurzeln (etwa hineingedrungene sind unbrauchbar) haben dann eine Länge von 2—3 *cm* und besitzen eine gleichmässige und dabei hohe Empfindlichkeit für geotropische Reize. Die zarten Spitzen gestatten ausserdem, schon die geringsten Spuren einer Krümmung deutlich mit blossem Auge oder schwacher Lupe zu konstatieren. Die Handhabung der Schalen ist ausserordentlich bequem. Ich benutzte sie in der Weise, dass immer je zwei auf einer Holzscheibe von 22 *cm* Durchmesser mit Hilfe zweier Gummibänder befestigt wurden, wie es Skizze 1 in S zeigt.

Apparate. Zu allen Versuchen, bei denen es auf schnelle Rotation ankam (Centrifugalversuche und Versuche mit schneller Klinostatendrehung), benutzte ich ein Uhrwerk, das im wesentlichen aus einem Zahnradgetriebe von grosser Übersetzung bestand und durch ein Gewicht von 65 Kilo angetrieben wurde. Das Drahtseil, welches die Gewichte trug, war, um eine grosse Fallhöhe zu erreichen, über eine an der Zimmerdecke befestigte Rolle geleitet. Durch einen Centrifugalregulator, wie er bei den Phonographen üblich ist, und durch die Wahl geeigneter Übersetzungen konnte die Rotationsgeschwindigkeit zwischen 0,1 und 12 Sekunden variiert werden. Ich musste zu diesem etwas umständlich zu handhabenden Apparate greifen, da mir keine Wasserleitung mit konstantem Druck zum Betrieb einer Turbine zur Verfügung stand. Das Uhrwerk lief gleichmässig, hatte aber den Nachteil, dass es trotz grosser Fallhöhe des Gewichtes nur kurze Zeit (75 Minuten bei einmaligem Aufziehen) arbeiten konnte.

Für bestimmte Versuche war ausserdem ein Apparat erforderlich, der es erlaubte, die Objekte für kurze Zeit abwechselnd in ent-

gegengesetzten Lagen dem Einfluss der Schwerkraft auszusetzen. FITTING hat ein entsprechendes Instrument in Gestalt eines „intermittierenden Ansatzstückes zum PFEFFERschen Klinostaten“, Jahrb. f. wiss. Bot. (1905 p. 233 ff.) beschrieben. Die mir zur Verfügung stehenden Klinostaten erlaubten leider keine so grosse Umdrehungsgeschwindigkeit, dass ich das FITTINGsche Ansatzstück für meine Zwecke hätte benutzen können. So stellte ich mir selbst eine einfache Vorrichtung her, deren wesentliche Teile auf Skizze 1 wiedergegeben sind.

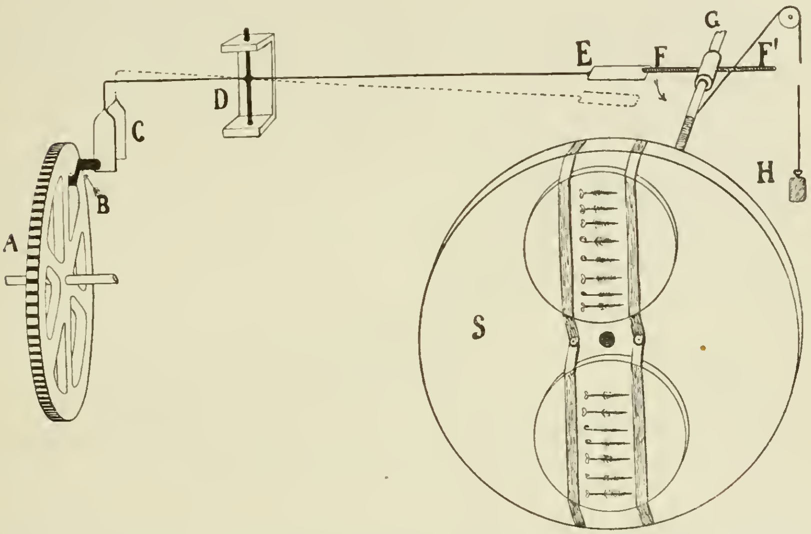


Fig. 1. Vorrichtung zur intermittierenden Exposition in Stellungen, die um 180° von einander verschieden sind.

An das Zahnrad A eines Klinostaten (das mittlere des kleinen PFEFFERschen Modells) wurde seitlich eine kleine Messingklemme B befestigt; diese stiess bei jedem Umlauf einmal an den Arm C eines Horizontalpendels, das seinen Drehpunkt in D hatte, und brachte es auf kurze Zeit in die durch Punktierung angedeutete Lage. Durch das Ausweichen des Armes E wurde dem Dorn F die Unterlage genommen und die zugehörige Achse G konnte sich, durch das Gewicht H angetrieben, um 180° drehen, bis der andere Dorn F′ auf den inzwischen in die Ruhelage zurückgekehrten Arm E aufschlug.

Dis Scheibe S mit den beiden Petrischalen wurde so genau als möglich equilibriert, damit das Umschlagen aus der ersten in die zweite Lage nicht länger oder kürzer dauerte, als das aus der zweiten in die erste. Durch passende Wahl eines nicht zu grossen Gewichtes

liess sich ein ruhiges und gleichmässiges Umschlagen fast ohne jeden Stoss erzielen.

Zur Kombination verschiedener Ablenkungswinkel habe ich mich der von FITTING (1905) angewandten Methode bedient. Sie besteht darin, dass man das Objekt nicht wie gewöhlich parallel oder rechtwinklig, sondern unter einem beliebigen Winkel α zur Klinostatenachse orientiert, sodass es bei der Drehung um diese einen Kegelmantel beschreibt. Gibt man nun der Klinostatenachse eine Neigung β gegen die Horizontale, so wird, wie aus nebenstehender Skizze erhellt, das Objekt in den beiden extremsten Lagen das eine Mal einen Winkel von $(\beta + \alpha)°$, das andere Mal einen Winkel von $(\beta - \alpha)°$ mit der Horizontalen bilden. Es lassen sich so z. B. die

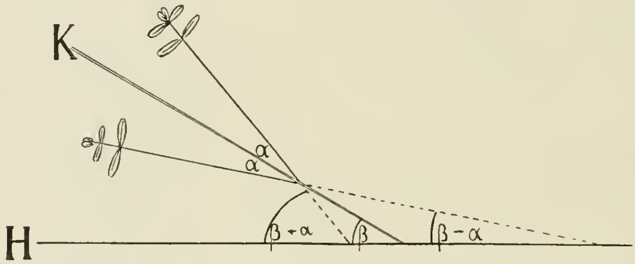


Fig. 2. Kombination verschiedener Ablenkungswinkel am Klinostaten. *K* Klinostatenachse, *H* Horizontale.

Ruhelage mit der Horizontalen an einer um 45°, die Ruhelage mit einer Ablenkung von 45° an einer um $22^1/_2$° geneigten Achse kombinieren, usw. Näheres s. bei FITTING l. c. 1905 p. 225ff.

* * *

Anatomischer Teil: Lagerung der Stärke bei verschiedenen Aussenbedingungen.

Die Angriffe gegen die Hypothese HABERLANDTs pflegen einer der beiden folgenden Richtungen anzugehören: Man versuchte entweder

1. den Nachweis zu erbringen, dass die als Stütze der Theorie hingestellten Versuche nicht eindeutig seien, oder sogar einer Nachprüfung nicht standhielten, oder

2. Beobachtungen über das Verhalten der Stärke bei verschiedener experimenteller Anordnung der Objekte zu sammeln, die mit den auftretenden Krümmungen nicht im Einklang stünden.[1])

Auf die erstgenannten Einwände soll später eingegangen werden. Die unter (2) fallenden finden zwar zum grössten Teil ihre Widerlegung in der neueren Fassung der Hypothese: Wiederholt weist HABERLANDT darauf hin, dass die einseitige Ansammlung der Stärke für eine erfolgreiche Perception keine conditio sine qua non sei. Trotzdem erschien es mir nicht überflüssig, die Verteilung der Stärke bei verschiedener Versuchsanstellung auf dem Klinostaten und der Centrifuge einer Nachprüfung zu unterziehen. Ich will meine diesbezüglichen Beobachtungen in Kürze mitteilen, einmal, weil sie zeigen, dass die Stärke — wenigstens in den „vollkommeneren" Statocysten im Sinne HABERLANDTs (Jahrb. f. wiss. Bot. 1905 p. 331 oben) — auch bei ziemlich komplizierter Versuchsanordnung den bei der Krümmung konvexen Seiten negativ geotropischer Organe mehr oder weniger vollständig anliegt, andrerseits, weil sie z. T. die Basis für die im zweiten Teil zu behandelnden, rein experimentellen Untersuchungen bilden.

Ich beginne mit der Darstellung der

Stärkeverteilung bei kombinierten Ablenkungswinkeln.

FITTING hat diese Methode (s. p. 166) in erster Linie dazu benutzt, um aus der Reaktionsweise seiner Objekte Schlüsse über den geotropischen Reizvorgang zu ziehen, aber auch gelegentlich die Lage der Stärke untersucht. Er fasst seine Beobachtungen zu einem, seiner Meinung nach für die Statolithenhypothese ungünstigen Resultate zusammen, indem er (l. c. 1905 p. 387) sagt: „Bei vielen dieser Versuche, in denen ich eine geotropische Krümmung erhielt, beobachtete ich nach Ablauf der Präsentationszeit keine Ansammlung der Stärke an einer der entsprechenden Hautschichten, teils wohl deshalb, weil die Rotation viel zu schnell erfolgte, teils deshalb, weil die bei der Rotation an der schrägen Klinostatenachse kombinierten Winkel, die noch eine Krümmung zur Folge haben, viel

1) In etwas anderer Richtung bewegt sich PICCARD (1904), der durch seine Versuche nachgewiesen zu haben glaubt, dass die Perzeption des Schwerereizes überhaupt nicht auf die Wurzelspitze beschränkt sei. Leider hat er seine sinnreiche Methode an etwas zu spärlichem Material erprobt, als dass man den erzielten Resultaten entscheidende Bedeutung zusprechen könnte. (Vgl. auch das Referat von JOST, Bot. Ztg. 1904 p. 209.)

zu wenig differieren." Leider fehlen aber genauere Angaben, welche Versuche der Verfasser dabei im Auge hat. Man wird zwar ohne weitere Untersuchung einsehen können, dass bei Rotation an schiefer Achse, wenn die kombinierten Stellungen nur um wenige Grade von einander verschieden sind, eine einseitige Ansammlung nur schwer stattfinden kann.

Unter solchen Umständen trat aber auch in FITTINGs Versuchen, wie aus der Tabelle 11 (l. c. 1905 p. 306/8) hervorgeht, die Reaktion erst nach sehr langer Zeit, gewöhnlich erst nach 4—6 Stunden ein!

Differieren die Winkel um grössere Beträge von einander, so findet entweder eine ganz deutliche Umlagerung im Sinne der späteren Krümmung statt, oder es wird die betreffende Längswand in der Lagerung der Stärke wenigstens deutlich bevorzugt.

(1) So konnte ich z. B. für Hypocotyle von Ricinus bei einer Kombination der Ruhelage mit der Horizontalen feststellen, dass die Stärke schon nach 10 Minuten eine Lagerung angenommen hat, die der einer dauernden Ablenkung von 45°, also dem Mittel der kombinierten Stellungen, entspricht. Die Umdrehungszeit des Klinostaten betrug bei der einen Versuchsreihe 3,5 Minuten, bei einer anderen 23 Sekunden: das Resultat war aber in beiden Fällen das gleiche.

(2) Einen ähnlichen Erfolg hatte dieselbe Kombination bei jüngeren Stengelteilen von *Impatiens glanduligera* (Umdrehungsgeschwindigkeit des Klinostaten 6 Minuten) und mit Hypocotylen von *Helianthus*, bei dem einzelne Körner allerdings auch an anderen Wänden zerstreut lagen.

(3) Dagegen zeigte die Stärke bei *Vicia faba* (Epicotyle) unter gleichen Ablenkungsverhältnissen nicht nur die oben geschilderte Mittelstellung, sondern war in 10 bis 15 Minuten (also nur wenig länger als die normale Präsentationszeit![1]) den „richtigen"[2]) Längswänden mehr oder weniger vollständig angelagert. Stellenweise bot sich fast dasselbe Bild, als wenn man die Organe dauernd horizontal gelegt hätte. Auch hier war die Drehungsdauer des Klinostaten belanglos: Die Umlagerung trat ungefähr ebenso rasch und ebenso gut ein, wenn der Klinostat 25 Sekunden, als wenn er 5 oder 8 Minuten zu einer Umdrehung brauchte. Leider liessen die mir zur Verfügung stehenden Modelle des PFEFFERschen Klinostaten keine grössere Geschwindigkeit

1) Nach BACH 7—8 Minuten.

2) Auch künftig soll das Attribut „richtig" eine Umlagerung im Sinne der Hypothese bezeichnen.

(auch trotz gänzlicher Entfernung des Windfanges) zu. Doch bin ich überzeugt, dass auch bei noch kürzerer Drehungsdauer die Umlagerung ebenso prompt erfolge.

Ebenfalls ohne Bedeutung für die Lagerungsverhältnisse war es, an welcher Stelle des am Klinostaten beschriebenen Kegelmantels, mit anderen Worten, in welcher Drehungsphase sich das Organ kurz vor der Untersuchung befand.[1])

Auch wenn die Differenz der kombinierten Winkel weit kleiner ist als 90°, tritt noch die Verlagerung im Sinne der zu erwartenden Krümmung ein.

(4) So war bei einer Kombination von + 50° und − 10° und einer Drehungsdauer von 4 Minuten in den Statocysten von *Ricinushypocotylen* die Mehrzahl der Körner auf die „richtigen“ Längswände gewandert, während die übrigen z. T. noch der ursprünglichen Querwand anlagen, z. T. allerdings unregelmässig über die anderen Wände verteilt waren.

(5) Ähnliche Verhältnisse zeigte ein Versuch mit *Vicia faba*. Hier waren die mit der Horizontalen gebildeten Winkel negativ (− 42° und − 20°); die Rotation betrug $6^1/_4$ Minuten. Nach 25 Minuten (= 4 Umdrehungen) waren zwar auch hier einige Körner unregelmässig verteilt, aber die in der Stellung − 20° untere Seite in der Lagerung deutlich bevorzugt.

(6) Analog verhielt sich *Ricinus:* Bei Kombination von − 50° und − 20° war schon nach 15 Minuten ein grosser Teil der Stärke aus der ursprünglich gleichmässigen Verteilung an der Querwand in die Ecke zwischen ihr und der entsprechenden Längswand geglitten.

Aus diesen Befunden glaube ich zum mindesten schliessen zu dürfen, dass den oben citierten Angaben FITTINGs keine allgemeine Giltigkeit zukommt.

Der Ausfall der unter (5) und (6) dargestellten Versuche, bei denen es sich um Kombinationen negativer Ablenkungswinkel handelte, liess mir auch eine Angabe NOLLs als zweifelhaft erscheinen.

NOLL untersuchte (Sitzungsber. d. Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde 1905), ausgehend von Erscheinungen, die er an einem wohl nicht ganz typischen Modell einer Statocyste (vgl. auch HABERLANDT 1905 p. 339) beobachtete, die Lagerung der Stärke in Keimlingen von *Phalaris*, *Phleum*, *Helianthus* u. a., die er abwechselnd

---

1) Bei noch langsamerer Drehung (etwa 15—20 Minuten) lässt sich entsprechend den später auf p. 174 mitgeteilten Verhältnissen erwarten, dass die Stärke in jeder Drehungsphase die jeweilig physikalisch untere Seite einnimmt.

einmal in 90°, das andere Mal in 135° Ablenkung von der Ruhelage je 5 Minuten reizte (vgl. Fig. 3. I.) Hier sollen die Stärkekörner auf die in der Stellung − 135° unteren Wände überwandern, während eine Krümmung im Sinne der Horizontalexposition eintritt. In der Erkenntnis der Wichtigkeit dieser Befunde, deren Bestätigung eine strikte Widerlegung der Hypothese bedeutet hätte, hat sie indess schon HABERLANDT (l. c. 1905 p. 339—43) einer Nachprüfung unterzogen, mit dem Erfolge, dass von einer Ansammlung an der falschen

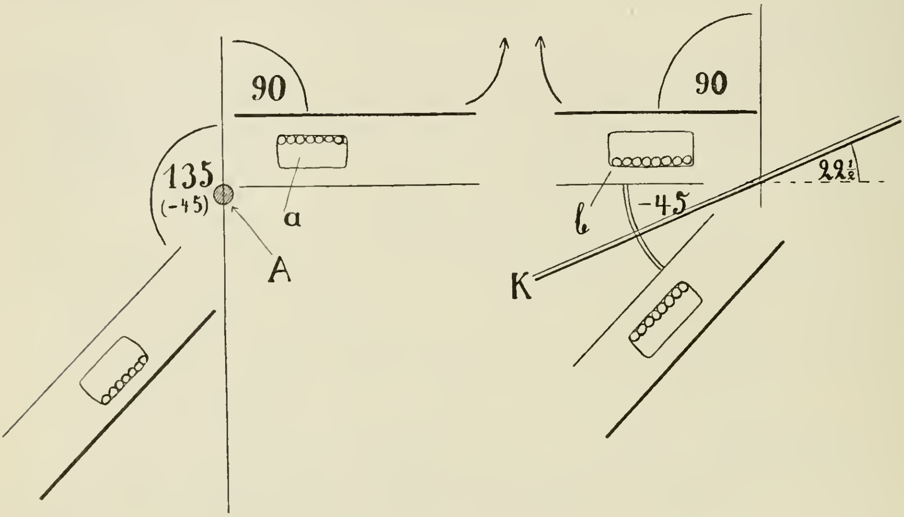


Fig. 3.

I. Schema der Ablenkung in den Versuchen NOLLs. *A* Axe, um die die Drehung erfolgt; *a* zeigt die Lagerung der Stärke nach NOLLs Angaben.
II. Schema der Ablenkung um die $22^1/_2$° geneigte Klinostatenachse *K* (Kombination von 0° und − 45°); *b* zeigt die Lagerung der Stärke.

In beiden Figuren bezeichnen die Pfeile die Richtung, in der eine spätere Krümmung erfolgt.

Seite „keine Rede“ sein kann. Mir standen nicht die geeigneten Apparate zur Verfügung, um das Experiment in genau derselben Weise zu wiederholen. Doch musste durch die kontinuierliche Rotation an einer um $22^1/_2$° geneigten Achse derselbe Effekt hervorgerufen werden, da es sich in beiden Fällen um das gleiche Prinzip, die Kombination von 0° und − 45° handelte. Nur der Weg aus der einen in die andre Stellung war verschieden (siehe Figur 3. II) Da in den unter (5) und (6) genannten Versuchen aber immer die der Horizontalen am nächsten liegende Stellung in der Lagerung der Stärke bevorzugt wurde, war es von vorn herein unwahrscheinlich, dass sich die Stärke bei Kombination von 0° und − 45° anders ver-

halten sollte. Eine nachträglich angestellte Versuchsreihe bestätigte diése Vermutung: Auch hier sammelte sich die Stärke auf der richtigen Seite an.

7. Es war z. B. bei einer Umdrehungsdauer von $5^1/_2$ Minuten bei

Vicia faba	nach	11 Min.:	die Stärke zur Hälfte unregelmässig z. H. auf der Horizontalen,
„ „	„	33 „	meist die Längswand im Sinne der Horizontalen bevorzugt,
Ricinus	„	25 „	nur wenige Körner unregelmässig gelagert, die meisten auf der Horizontalen.

Verteilung der Stärke beim Centrifugieren.

JOST hatte an *Linsenwurzeln* und *Panicumcoleoptilen* (1904 Bot. Ztg. 279) nach zwei- bis dreistündiger Einwirkung einer Centrifugalkraft von 0,02—0,05 *g* Krümmungen erhalten, ohne dass es zur einseitigen Ansammlung von Stärke gekommen wäre. DARWIN und PERTZ dagegen fanden (Proc. of the Roy. Soc. of Ldn. 1904 p. 477 bis 490), dass in den Coleoptilen von *Setaria* und *Sorghum* noch für Centrifugalkräfte von 0,02—0,04 *g* eine merkliche Umlagerung stattfindet. Doch untersuchten sie die Keimlinge erst nach Verlauf eines Tages und verabsäumten es, den Beginn einer solchen Umlagerung wenigstens annähernd zu bestimmen. Grössere Centrifugalkräfte sind bisher nicht auf ihre Einwirkung auf die Stärke untersucht worden.

Der für meine Versuche verwandte Apparat (cf. p. 164) gestattete leider nur für 75 Minuten ununterbochene Anwendung. In dieser Zeit konnte ich bei *Ricinus*, *Helianthus* und *Vicia faba* für Centrifugalkräfte von 0,04 *g* noch keine einseitige Ansammlung konstatieren. In Anbetracht der kurzen Arbeitsdauer des Apparates richtete ich mein Augenmerk auf etwas grössere Centrifugalkräfte. Die ursprünglich gehegte Vermutung, die Wanderzeiten möchten zu den Kraftintensitäten in umgekehrtem Verhältnis stehen, fand sich nur innerhalb kleiner Grenzen in der Nähe des Wertes 1 *g* bestätigt, während es bei schwachen Centrifugalkräften bedeutend länger dauerte, bis eine deutliche Bevorzugung der betreffenden Längswand sichtbar wurde. Diese Beobachtung erhielt durch die Arbeit von BACH, die gerade während dieser Untersuchung erschien, eine grössere Bedeutung. BACH fand nämlich, dass auch die Präsentationszeit bei kleineren Centrifugalkräften verhältnismässig lang ist. Dies erscheint ihm um so merkwürdiger, als die Präsentationszeiten für verschiedene Neigungswinkel (α) gegen die Ruhelage, in denen auch

Tabelle 1.

Nach BACH: Zentrifugalkraft *g*	Nach BACH: Präsentationszeit Minuten	von mir angewandte Zentrifugalkraft *g*	Objekt	Nach Minuten	Lagerung der Stärke („L“ bedeutet die Längswand, auf die nach der Theorie die Stärke drücken muss)
		0,04	*Vicia Faba*	15	ursprüngliche Lage der Stärke fast unverändert;
				30	nur wenig verändert, z.T. zerstreut
				45, 60	in allen Zellen ± unregelmässig zerstreut
				75	noch keine Wand deutlich bevorzugt“
		0,13	*Ricinus*	10, 15	ursprüngliche Lage nur wenig verändert
				20	Stärke unregelmässig zerstreut
				25, 30	unregelmässig zerstreut, z. T. „L“ bevorzugt
0.13	50		*Vicia Faba*	45, 60	nur in einigen Zellen zertreut, meist „L“ bevorzugt
		0,2	*Vicia Faba*	10	meist unverändert
				20	in einigen Zellen Stärke unregelmässig gelagert, in einigen der „L“ genähert
				30	schon oft „L“ bevorzugt
				50	meist „L“ deutlich bevorzugt
		0,3	*Ricinus*	15	unregelmässig verteilt
				30	meist gut der „L“ angelagert
				40	immer gut der „L“ angelagert
0,4	30	0,4	*Vicia Faba*	12	schwacher Beginn der Umlagerung nach „L“
				18, 22	Umlagerung fortgeschritten, in manchen Zellen „L“ schon erreicht
				27	Umlag. weiter fortgeschr., in den meisten Zell. der „L“ angelagert
0,71	10	0,7	*Vic. Faba*	10	gut der „L“ angelagert
1	8	1	*Vicia Faba*	6	zur Hälfte unregelmässig, z. H. angelagert
				9	in fast allen Zellen typische Anlagerung an „L“
1,2—2,3	4—5	1,6	*Vicia Faba*	3	Stärke noch unregelmässig verteilt
				5	Stärke der „L“ angelagert
2,5—3,5	3	3,2	*Vic. Faba*	3	meist gut der „L“ angelagert
3,7—6,8	2	4,4	*Vic. Faba*	2	gut angelagert
8,4—12,9	1	9	*Vic. Faba*	1	gut angelagert

nur Bruchteile von g (nämlich $g \cdot \sin \alpha$) zur Wirkung kommen, bedeutend kürzer sind. Ich gebe hier seine Zusammenstellung wieder:

1. Zentrifugalversuche.

Angewandte Centrifugalkraft	1	0,71	0,6	0,4	0,14 g
Präsentationszeit	8	10	25	30	50 Min.

2. Ablenkungsversuche.

Senkrecht zur Organachse einwirkender Teil der Schwerkraft	1,0	0,87	0,71	0,5	0,26 g
Präsentationszeit	$7^1/_2$	10	$11^1/_2$	14	18 Min.

Diese Mitteilungen bewogen mich, die Stärkeverhältnisse auch für das gleiche Objekt und möglichst gleiche Centrifugalbeschleunigungen zu untersuchen. Ich fasse die Resultate in nebenstehender Tabelle 1 zusammen.

Die Lage der Stärke ist nun, wie schon aus den in der Tabelle angewandten Bezeichnungen hervorgeht, bei den schwächeren Centrifugalkräften freilich nicht so typisch wie bei dauernder Exposition in der Horizontalen; immer aber ist nach der von BACH ermittelten Präsentationszeit wenigstens ein grösserer Teil der Statolithen auf die der Theorie entsprechende Längswand gewandert. Dies Resultat wird auch nicht dadurch beeinflusst, dass bisweilen zwischen Zellreihen mit ganz typischer Lagerung plötzlich eine und die andere Zelle vollständig zerstreute Stärke aufweist. Solche Abweichungen haben ebensowenig Unerwartetes, wie die kleinen Verschiedenheiten, die man oft in bezug auf die Geschwindigkeit der Wanderung auch bei dauernd horizontal gelegten Objekten konstatieren muss. Sie dürften auf ungleicher Konsistenz des Protoplasmas, z. T. auch auf unregelmässiger Form der Stärkekörner beruhen. Es ist verständlich, dass sie umsomehr hervortreten werden, je kleiner die einseitig wirkenden Kräfte im Verhältnis zu den allseitig wirkenden sind.

Mit der verspäteten Umlagerung der Stärke korrespondiert, wie ein Vergleich mit den BACHschen Zahlen lehrt (s. Tabelle), ziemlich genau die Verlängerung der Präsentationszeit. Soll diese Kongruenz auch nicht als Beweis der Hypothese gelten, so wäre es doch andererseits sehr merkwürdig, dass zwei Erscheinungen von so verschiedenem Charakter, wie es die Umlagerung der Stärke und die Präsentationszeit sind, von variablen Aussenbedingungen in derselben Weise beeinflusst werden, ohne dass sie in gegenseitiger Beziehung stünden.

Die Versuche mit kleinen Zentrifugalkräften waren mir noch in

anderer Hinsicht interessant. Es zeigte sich nämlich, dass die ursprüngliche Lagerung der Stärke mit nur ganz geringen Abweichungen verhältnismässig lange erhalten blieb (cf. Tab. 1 für 0,04 u. 0,13 *g*).

Durch diese Beobachtung wurde ich veranlasst, im Zusammenhange die

Verteilung der Stärke am Klinostaten bei verschiedenlanger Rotation

zu untersuchen.

Nach dem Verhalten der Stärke kann man hinsichtlich der Drehungsdauer drei Kategorien unterscheiden, deren Typen etwa repräsentiert werden durch eine

1. Drehungsdauer von 20—30 Minuten
2. „ „ 4—10 „
3. „ „ 5—10 Sekunden

Ist die Drehung des Klinostaten langsam genug, so wird, wie dies schon DARWIN und PERTZ (l. c. 1904) konstatiert haben, die Stärke in jeder Drehungsphase die jeweilig physikalisch untere Wand bedecken. Die genannten Autoren haben dies bei *Sorghum*- und *Setariacoleoptilen* für Drehungsgeschwindigkeiten von 17 und 30 Minuten gefunden. Ich kann ihre Wahrnehmung durchaus bestätigen. Sie ist um so leichter zu machen, je beweglicher die Statolithen sind. So fand ich bei *Ricinushypocotylen* von etwa 12—14 *cm* Länge, deren Statocysten nur verhältnismässig wenige, aber sehr grosse und leicht bewegliche Körner besitzen, die Stärke bei Umdrehungsgeschwindigkeiten von 10—20 Minuten ziemlich prompt auf der Unterseite gelagert, gleichviel welche Drehungsphase untersucht wurde. Besonders schön gelingt der Versuch, wenn die betreffenden Stengelstücke parallel zur Achse orientiert sind und vor dem Drehungsbeginn einige Zeit in dieser horizontalen Stellung belassen werden, bis die Stärke vollständig auf eine Längswand übergeführt ist.

Dagegen pflegt bei Umdrehungsgeschwindigkeiten von 4 bis 10 Minuten, wie sie für geotropische Untersuchungen häufig zur Anwendung kommen, die Stärke über alle Wände verteilt zu sein. Auch dies haben schon DARWIN und PERTZ (a. a. O.) beobachtet.

Steigert man die Drehungsgeschwindigkeit noch mehr, so weit, dass gerade noch keine nennenswerten Centrifugalkräfte hervorgerufen werden, also auf etwa 10 Sekunden[1]), dann hat die Stärke

1) Bei einer Drehungsdauer von 10 Sekunden und einem Radius von 0,10 *m* ist die Centrifugalkraft

$$\gamma = \frac{4\pi^2 r}{t^2} \cdot \frac{1}{g} = 0{,}004\ g$$

keine Zeit mehr, sich merklich zu verschieben und bleibt noch ziemlich lange in der ursprünglichen Lage.

Durch folgende Erscheinung wird dies Verhalten noch begreiflicher: Kehrt man Organe in die Inverslage, so ist die Wanderung zur Gegenseite hin nicht sofort zu beobachten; man sieht vielmehr fast immer noch nach $^1/_2$—1 Minute in der überwiegenden Mehrzahl der Zellen die Stärke fast unverrückt auf der physikalisch jetzt oberen Wand. Erst nach einiger Zeit setzt dann eine deutliche und schnelle Wanderung zur Gegenseite ein. So war, um ein Beispiel anzuführen, in den Statocysten von *Ricinushypocotylen*, die in die inverse Vertikalstellung gebracht waren,

nach 1 Min. die Stärke fast unverrückt,
„ 2 „ „ „ um 4—6 μ von ihrer ursprünglichen Wand entfernt,
„ 5 „ „ „ „ 65—80 μ von der Wand entfernt,

d. h. in der ersten Minute war ihre Wanderungsgeschwindigkeit gleich 0, um dann in der zweiten auf 4—6 μ, in den folgenden dreien auf durchschnittlich 20—25 μ zu wachsen.

Ist nun die Drehungsdauer des Klinostaten sehr kurz, etwa wie oben angenommen 10 Sekunden, so sind die Statolithen nur je 5 Sekunden dem einseitigen Einfluss der Schwerkraft ausgesetzt: nämlich in der rechten bzw. linken Hälfte des vom Objekt am Klinostaten beschriebenen Kreises.

Bevor also die Schwerkraft wesentliche Verschiebungen auslösen kann, beginnt schon ihre Wirkung in entgegengesetzter Richtung. Wäre das Protoplasma nun durchaus homogen und beständen die Statholithen aus mathematisch genauen Kugeln, so dürfte überhaupt keine Verschiebung zustande kommen. Beides ist nicht der Fall. Die schon früher erwähnten Ungleichmässigkeiten in der Konsistenz des Protoplasmas und der Gestalt der Stärke machen es verständlich, dass sie auch hier schliesslich auf alle Wände verteilt wird. Immerhin wird die ursprüngliche Lagerung noch ziemlich lange beibehalten: es waren bei

Ricinushypocotylen	nach 10—15 Minuten
Impatiens parviflora (Stengel) .	„ 8—10 „
Capsella bursa pastoris . . .	„ 10—12 „

(Drehungsdauer des Uhrwerkes 8—10 Sekunden) die Statolithen noch den Längswänden deutlich angelagert, die vor der Rotation längere Zeit (etwa 10—15 Minuten) die physikalisch unteren gewesen waren. Nach 20—30 Minuten hatten sich zwar oft schon Körner von dieser Wand abgelöst, aber nur verschwindend wenige die Gegenseite erreicht.

Die angeführten Tatsachen erschienen mir deshalb interessant und wichtig, weil es auf diese Weise möglich ist, trotz allseitig gleichmässiger Exposition eine ursprünglich gegebene einseitige Lage der Stärke eine Zeit lang zu erhalten.

Da sich aus diesem Verhalten, wie in einem späteren Kapitel gezeigt wird, für die Statolithenhypothese wichtige Schlüsse ziehen lassen, legte ich darauf Wert, es noch auf einem anderen Wege zu erreichen, dass die ursprüngliche Lagerung auf einige Zeit bewahrt bleibt. Es gelang mir mit Hilfe der intermittierenden Exposition.

Verteilung der Stärke bei intermittierender Exposition.

Bringt man Organe, die man so lange horizontal gelegt, bis die Stärke die unteren Wände der Zellen in gleichmässiger Schicht bedeckt, abwechselnd kurze Zeit, z. B. 10 Sekunden in die inverse, dann wieder 10 Sekunden in die ursprüngliche Horizontallage, so kann während der kurzen Exposition in der Inverslage ebensowenig eine wesentliche Verschiebung eintreten, wie bei der schnellen Rotation. Es zeigten Versuche mit *Epicotylen* von *Ricinus*, Stengelstücken von *Galinsoga parviflora*, *Impatiens glanduligera* und Wurzeln von *Lepidium sativum*, dass nach 20—30 Minuten noch die Mehrzahl der Körner den ursprünglich innegehabten Seiten fest anlag und so gut wie keines die Gegenseite erreicht hatte.

Mit der Darlegung dieser Befunde mag der erste, anatomische Teil der Arbeit seinen Abschluss finden. Bevor ich dazu übergehe, in dem zweiten rein experimentelle Untersuchungen, die sich auf die anatomischen Befunde aufbauen, mitzuteilen, sei es erlaubt, die bisherigen experimentellen Grundlagen der Statolithenhypothese und die dagegen erhobenen Einwände in Kürze zu würdigen.

* * *

Experimenteller Teil: Nachweis einseitiger Reaction trotz gleichlanger Exposition aller oder zweier diametral entgegengesetzten Flanken.

Von Anfang an war es die Sorge der Begründer der Hypothese, ihre Gültigkeit auch experimentell zu zeigen. Sehen wir nun von den Eingipsungs- und Resektionsversuchen, denen von vorn herein keine grosse Beweiskraft zugesprochen werden kann, ganz ab, so stehen nur HABERLANDTs Schüttel- und Kälteversuche, ferner ein gelegentlicher Hungerversuch desselben Autors zur Diskussion.

Die Schüttelversuche, bisher eins der stärksten Argumente der

Hypothese, sind neuerdings von A. BACH (Jahrb. f. wiss. Bot. 1907) einer ausgedehnten Nachprüfung unterzogen worden und zwar mit durchaus negativem Erfolg. In keinem seiner zahlreichen Versuche reagierten die geschüttelten Exemplare schneller, als die ungeschüttelten. Die Richtigkeit der Ergebnisse möchte ich vorläufig um so weniger bezweifeln, als — was BACH entgangen zu sein scheint — HABERLANDT selbst entsprechende Beobachtungen mitteilt, die er natürlich anders interpretiert. Nachdem von dem schädigenden Einfluss des Schüttelns die Rede war, sagt er (Jahrb. f. wiss. Bot. 1903 p. 350): „Zuweilen gelang es, die Dauer und Schnelligkeit des Schüttelns so zu regulieren, dass die in horizontaler Stellung geschüttelten und die nicht geschüttelten Wurzeln sich ungefähr gleichzeitig abwärts krümmten. Das ist meines Erachtens so zu erklären, dass durch das Schütteln in horizontaler Stellung die Reizintensität gesteigert, die Sensibilität oder das Reaktionsvermögen aber geschwächt würde."

Sollten sich die BACHschen Angaben durchgehends bestätigen, so müsste die Hypothese auf dieses Argument vollständig verzichten.

Wenn BACH nun auch HABERLANDTs Kälteversuchen auf Grund seiner eigenen die Beweiskraft absprechen möchte, dürfte dies doch etwas zu weit gegangen sein. Er findet nämlich, dass (l. c. 1907 S. 74, Tab. 18 und 21) bei vorhergehendem Kälteaufenthalt von 2 Stunden 15 Minuten bis 28 Stunden 45 Minuten die Reaktionszeit um 30 Minuten vergrössert wird. Wenn er daraus folgert: „Diese Versuche mit verhältnismässig hoch über 0° liegenden Temperaturen (4°—10° d. Verf.) zeigen auch, dass die Versuche HABERLANDTs mit Pflanzen, die durch Kälte entstärkt waren, nicht eindeutig sind, da schon ein relativ kurzer Aufenthalt in niederen Temperaturen einen deutlichen und nachhaltigen Einfluss auf den geotropischen Vorgang hat," so ist diese Folgerung schon darum unzulässig, weil er, wie er ausdrücklich bemerkt, den Einfluss der verschieden langen Dauer des Kälteaufenthaltes nicht bestimmt hat; und was will schliesslich eine halbe Stunde gegenüber den fünf Tagen besagen, die HABERLANDT bei *Ruta graveolens* bis zum Eintritt einer Krümmung verstreichen sah? Vorläufig müssen HABERLANDTs Kälteversuche also als unwiderlegt gelten.

Schliesslich möchte ich noch auf einen gelegentlichen Versuch HABERLANDTs mit Prolifikationen von *Caulerpa* (Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Klasse Bd. 115 S. 577—98) hinweisen. Hier blieb bei einem Ästchen, das infolge Lichtmangels entstärkt war, die geotropische Reaktion aus, während sie bei normalen, stärkeführenden Ästen eintrat. Als ich vor etwa zwei Jahren auf Veranlassung des Herrn Professor Dr. SCHWENDENER der Statolithen-

theorie näher trat, hatte ich zunächst die Absicht, festzustellen, ob sich in ähnlicher Weise in geotropisch empfindlichen Wurzeln und Stengeln eine Abnahme des Reaktionsvermögens parallel mit dem Schwinden der Statolithenstärke nachweisen liesse.

Mag es nun an der unglücklichen Wahl der Objekte, an ungünstigen Kulturbedingungen, oder anderen Gründen gelegen haben — jedenfalls ermutigten mich die Ergebnisse der ersten Versuchsreihen nicht, die Arbeit in dieser Richtung fortzusetzen. Es zeigte sich nämlich, dass bei den untersuchten Pflanzen das Wachstum zum Stillstand kam, viele Exemplare sogar abstarben, während die Statolithenstärke in vielen Partien noch vollständig intakt war. Steht man auf dem Standpunkt der Hypothese, so könnte man diese Erscheinung durch die Annahme verständlich machen, dass die Statolithenstärke — wenn ich mich so ausdrücken darf — mehr Statolith als Stärke ist, d. h. dass die Stärke ihre ursprüngliche Funktion als Reservestoff zu Gunsten der jüngeren als Perceptionsmittel, soweit eingebüsst hat, dass sie die Pflanze auch bei mangelnder Assimilation nur wenig anzugreifen vermag. Natürlich ist mit solchen Speculationen nichts gewonnen.

Resultate, die man als einigermassen stichhaltiges Argument für die Hypothese gelten lassen kann, dürften auf diesem Wege nur schwer zu erbringen sein. Wenn — im günstigsten Falle — bei vorhandener Wachstumsfähigkeit und mangelnder Stärke geotropische Krümmungen ausblieben, so würde dies von gegnerischer Seite sicher auf das Konto des unnormalen, mehr oder weniger krankhaften Zustandes gesetzt werden — und tatsächlich ist es ja auch in einem Referat FITTINGs (Bot. Ztg. 1904 S. 295/96) über den erwähnten Caulerpaversuch geschehen. Durch gleichzeitigen Nachweis der Empfindlichkeit so entstärkter Organe für andere, (z. B. Licht-) Reize, könnte zwar die Beweiskraft der Versuche erhöht werden, immer aber bliebe es misslich, dass die Beweisführung, wie alle experimentellen Stützen der Theorie — mit Ausnahme der Schüttelversuche — auf dem „Ausbleiben“ von Krümmungen basiert.

Denkbar ist es freilich andererseits auch, dass es gelingt, Pflanzen zu entstärken, ohne ihnen die geotropische Reaktionsfähigkeit zu nehmen. Ein derartiges Resultat würde dann mit einem Schlage das ganze Gebäude der Statolithentheorie für immer zerstören.

Ich habe, wenn es mir auch nicht gelang, auf diesem Wege zu einem befriedigenden Resultat in diesem oder jenem Sinne zu kommen, doch wenigstens die Bedingungen eines solchen, die in dem einen oder anderen Falle erfüllt werden müssten, kurz andeuten wollen.

Dagegen glückte es mir, mit Hilfe anderer Methoden ein Ar-

gument für die Hypothese zu finden, das auf dem Eintritt von Krümmungen beruht, die ohne die Erklärung der Statolithentheorie nicht verständlich wären.

Erfolge der intermittierenden Exposition.

Auf S. 176 ist gezeigt worden, dass es möglich ist, eine einmal vorhandene, einseitige Lagerung der Stärke eine Zeit lang zu bewahren, obwohl man das Objekt gleiche Zeiträume in der ursprünglichen und der um 180° verschiedenen Horizontallage dem Einfluss der Schwerkraft aussetzt, wenn nur die Einzelexpositionen möglichst kurz gewählt sind. Vermitteln nun wirklich die Stärkekörner die Reizperception, so würde also bei dieser Versuchsanordnung nur eine einseitige Reizung zustande kommen können, so lange die ursprüngliche Lage gewahrt bleibt: nämlich nur im Sinne der ursprünglichen Exposition, da die Gegenseite, obwohl sie während der Dauer des Intermittierens in Summa genau ebensolange die physikalisch untere ist, nicht von der Stärke berührt wird. Es kommt nun darauf an, eine solche Anordnung des Experimentes zu treffen, dass die nach der Statolithenhypothese geforderte Reizung sich in sichtbaren Krümmungen kundgibt.

Die geschilderte Versuchsanordnung verlangt, dass am Beginn des Intermittierens die Stärke einer Längswand in allen Zellen glatt und gleichmässig anliegt. Um diesen Zustand zu erreichen, muss man die Organe längere Zeit horizontal legen, Zeiträume, die bei sensiblen Objekten (und nur solche kommen in Frage) die Präsentationszeit erreichen oder auch überschreiten, also für sich allein genügen würden, um eine Nachkrümmung hervorzurufen. Man kann nun dies Krümmungsbestreben dadurch kompensieren, dass man vor die längere Horizontalexposition noch eine genau ebensolange in entgegengesetzter Richtung einschaltet, so dass sich die Vorgänge etwa so abspielen (vgl. Fig. 4):

In der Ruhelage (O) befinden sich die Stärkekörner auf einer Querwand. Sie wandern bei der ersten Exposition (1) auf die physikalisch untere Wand b der Statocyste und haben sich dort z. B. nach 12 Minuten in vollständig gleichmässiger Schicht verteilt. Nach diesen 12 Minuten wird das Organ und mit ihm die Statocyste um 180° gedreht. Die Stärke wandert nun von der jetzt oben befindlichen Wand b auf die jetzt untere Wand a und hat sich dieser in 12 Minuten ebenfalls gleichmässig angelagert (2). Da nun Fitting gezeigt hat, dass sich zwei gleichlange Reizungen an zwei um 180° verschiedenen Flanken vollständig kompensieren, wenn die Reizzeit

die Präsentationszeit nicht bedeutend überschreitet, (was bei 12 Minuten gewöhnlich nicht der Fall ist), so ist am Ende der zweiten Reizung der gewünschte Zustand erreicht: Einseitige Lagerung der Stärke ohne gleichzeitiges Krümmungsbestreben.

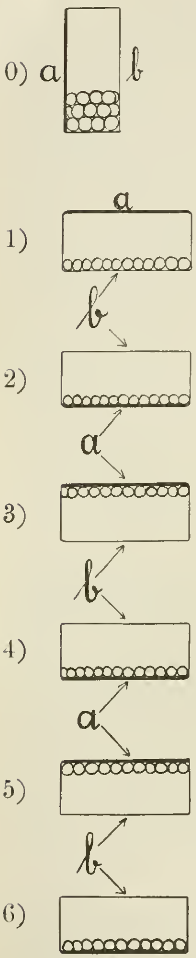


Fig. 4.

Nun beginnt das Intermittieren mit einer Dauer der Einzelexpositionen von z. B. 10 Sekunden, d. h. es wird 10 Sekunden die Wand b (3), 10 Sekunden die Wand a (4), dann wieder b (5), dann wieder a (6), u. s. f. die physikalisch untere Seite sein.

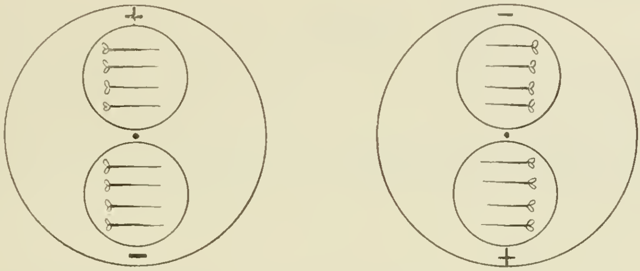
Ein Druck der Stärke auf eine Hautschicht kann nur zustandekommen, wenn die Wand a die untere ist (in den Stadien 4, 6 u. s. f.)

Ist das Organ sensibel genug und bleibt die Stärke lange genug auf der Wand a liegen, muss eine Krümmung im Sinne der zweiten Reizung eintreten, obwohl die Wand a in Summa genau so lange die physikalisch untere war, als b, nämlich 12 Minuten + n · 10 Sekunden. Nun bleibt nach S. 176 die Stärke 20—30 Minuten auf der betreffenden Wand; da diese nur etwa die Hälfte der Zeit[1]) die untere ist, kann in günstigen Fällen der Überschuss an Reizzeit nur etwa 8 bis 12 Minuten betragen. Die Seite a wird also in unserem Beispiel im ganzen etwa 20—22, die Seite b nur 12 Minuten gereizt werden. Nach längeren orientierenden Vorversuchen mit Hypocotylen von *Ricinus*, *Helianthus* und Epicotylen von *Vicia faba*, die sich ihrer Trägkeit wegen wenig eigneten, fand ich in den Wurzeln von *Lepidium sativum* ein hinreichend sensibles Objekt, das, auf Gelatine in Petrischalen in der S. 164 beschriebenen Weise kultiviert, auch recht bequem zu handhaben war und fast durchweg die nach der Hypothese zu erwartenden Resultate lieferte.

Beispiel 1. Zwei Schalen (bezeichnen wir sie als + - und — - Schale) mit zusammen 15 Pflänzchen, deren Wurzellänge zirka 2,5—3,0 *cm* betrug, wurden auf einer Holzscheibe befestigt, und diese equilibriert. Von 9^{32} bis 9^{47}, d. h. 15 Minuten wurde die Scheibe (s. Skizze 5, I)

1) Genau genommen, etwas weniger; denn das Umschlagen aus der einen in die andere Lage beim Intermittieren erfordert eine Zeit von zirka 2 Sekunden = $^1/_5$ der Expositionsdauer.

so gestellt, dass die +-Schale, von 9^{47} bis 10^{02}, ebenfalls 15 Minuten so, dass sich die —-Schale oben befand (Fig. 5, II). Zwischen 10^{03} und 10^{25} (22 Minuten) nahm die Scheibe abwechselnd je 8 Sekunden die erste und die zweite Stellung ein, wobei zwischen jeder Exposition ein Zeitraum von ca. 2 Sekunden verstrich, den die Scheibe brauchte, um von der einen in die andere Stellung umzuschlagen. 10^{25} wurde die Scheibe auf die Axe eines Klinostaten mit gewöhnlicher Drehungsgeschwindigkeit gebracht, und schon 10^{50}, 47 Minuten nach Beginn der zweiten Exposition, waren die ersten Spuren einer Krümmung in ihrem Sinne (von — zu +) zu erkennen. Die Krümmung nahm in der folgenden Zeit rasch zu, bis sich 11^{30} alle



I II

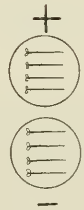
Fig. 5.

Exemplare deutlich gekrümmt hatten (um etwa 25—30°). Diese Krümmung hielt dann mehrere Stunden an.

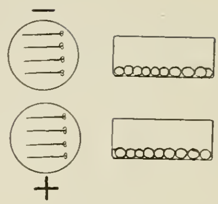
Um die Möglichkeit auszuschliessen, dass etwa eine kleine, unkontrollierbare Unregelmässigkeit im Gange des Apparates oder des Klinostaten für die Krümmungen verantwortlich sei, wurde in den meisten der folgenden Versuche die Vorsicht angewandt, die eine der Schalen nach der zweiten Exposition, also im Moment vor dem Intermittieren, um 180° zu drehen. Dann mussten die Krümmungen in den Schalen in entgegengesetzter Richtung eintreten.

Beispiel 2. Zwei Kulturen mit je 10 Exemplaren. Wurzellänge ca. 3 *cm*, Temperatur 24° C.

9^{40} | 15 Minuten + oben
9^{55} |

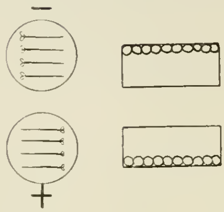


9^{55} – 10^{10} } 15 Minuten — oben



Jetzt wurde die oben befindliche — -Schale auf der Scheibe um

180° gedreht:



so dass die Stärke die in der Skizze angedeutete Lage einnahm.

10^{10} – 10^{30} } 20 Minuten intermittierende Exposition je 10 Sekunden;

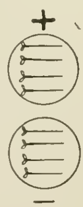
Am Klinostaten	10^{30}	
	10^{40}	deutlicher Beginn der erwarteten Krümmung (nach aussen) bei allen Exemplaren,
	11^{05}	Krümmung verstärkt,
	11^{30}	„ „
	12^{00}	„ noch in der gleichen Stärke
	12^{30}	Schluss des Versuches.

Um auch eine etwaige, begünstigende Wirkung der kleinen Centrifugalkräfte, die beim Umschlagen aus der einen in die andere Lage wirksam sind, auszuschliessen, liess ich bei einer Anzahl von Versuchen die Krümmung nach innen, also einer eventl. Centrifugalwirkung entgegengesetzt, erfolgen. Dies war leicht zu erreichen, indem nach der zweiten längeren Exposition nicht, wie in Beispiel 2 die obere, sondern die untere Schale um 180° gedreht wurde.

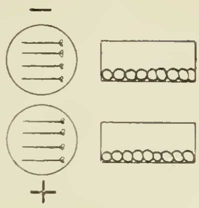
Beispiel 3.

18 Exemplare, Wurzellänge 2—3 *cm*, Temperatur 24° C.

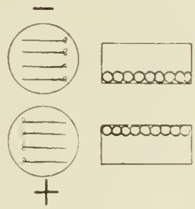
8^{08} – 8^{23} } 15 Minuten + oben



8^{23} – 8^{38} } 15 Minuten — oben



8^{38} die + -Schale gedreht.



8^{38} – 9^{00} } 22 Minuten intermittierend exponiert je 9 Sekunden,

Am Klinostaten { 9^{20} Erster Beginn der Krümmung bei einigen Exemplaren nach innen.
{ 9^{40} Krümmung nach innen bei allen 18 deutlich.

In derselben Weise, wie in Beispiel 2 und 3 angegeben, wurden eine grössere Zahl von Versuchen ausgeführt, bei denen sowohl die Zeit der längeren, als der kürzeren Expositionen variiert wurde, wie folgende Tabelle 2 (S. 184) zeigt.

Hieraus ersieht man, dass im Grossen und Ganzen die Experimente für HABERLANDTs Hypothese sehr günstig ausfielen. Für das negative Ergebnis von No. 9 der Tabelle habe ich keine bestimmte Erklärung; möglich ist es vielleicht, dass irgend welche störenden Einflüsse während der Kultur das Ausbleiben der Krümmung verschuldet haben. Bei No. 15 betrug die Dauer der langen Expositionen nur 9 Minuten. In dieser Zeit kann zwar der grösste Teil der Stärke auf die physikalisch unteren Wände fallen, sie genügt jedoch nicht, um eine so vollständige und glatte Anlagerung zu ermöglichen, wie sie für das Gelingen der Versuche nötig ist; denn die gleichmässige Verteilung der Stärke auf alle Wände kann dann zu schnell erfolgen. Sie wird ausserdem begünstigt durch die grössere Dauer der Einzelexpositionen. Vielleicht ist auch das Ergebnis von No. 14 und der späte Eintritt der Krümmung bei No. 13, (die übrigens nur schwach war) so zu erklären.

In den bisherigen Versuchen waren die Einzelexpositionen beim Intermittieren fast genau gleich. Der Unterschied betrug höchstens $^1/_3$ Sekunde; d. h. nur $^1/_{30}$ einer Exposition von 10 Sekunden. Dass dieser Fehler bei der kurzen Dauer des Intermittierens (durch-

Tabelle 2.

Lfd Nummer	Einzeldauer der langen Expositionen Minuten	Einzeldauer der kurzen Expositionen Sekunden	Gesamtdauer des Intermittierens Minuten	Zahl der zum Versuch verwandten Exemplare	Zahl der gekrümmten Exemplare	Eintritt der Krümmung nach Minuten	Temperatur in Celsius
1	17,0	8	23	13	11	50	23,5
2	16,0	8	24	(cr. 12)	(cr. 9—10)	50	23,0
3	16,0	10	26	14	12	60	29,5
4	16,0	10	23	18	18	75	19,0
5	15,5	8	22	15	14	60	23,0
6	15,0	9	22	18	18	45	24,0
7	15,0	10	20	20	20	45	24,0
8	15,0	10	21	14	14	40	23,0
9	15,0	9	22	11	Keine Krümmung		23,0
10	15,0	13	22	16	14	55	22,5
11	14,5	12	20	(cr. 14)	Nur schwache Krümmung bei etwa der Hälfte		
12	13,5	10	21	14	14	60	20,0
13	11,0	24	40	19	9	90	17,0
14	11.0	17	30	17	Keine Krümmung		21,0
15	9,0	19	30	16	„	„	19,5

schnittlich etwa 25 Minuten) keinen nennenswerten Einfluss auf das Versuchsergebnis ausüben konnte, war von vornherein zu erwarten. Durch die in Beispiel 2 und 3 angegebene Versuchsanordnung hätte überdies ein solcher Einfluss durch das Ausbleiben der Krümmung in einer Schale entdeckt werden müssen. Derartiges war nie zu beobachten. In allen Fällen, in denen eine Krümmung auftrat, geschah es gleichschnell und gleich intensiv in beiden Schalen. Hierdurch wurde ich veranlasst, festzustellen, wie gross etwa der Unterschied sein musste, um in der beim Intermittieren weniger begünstigten Schale das Zustandekommen einer Krümmung zu verhindern.

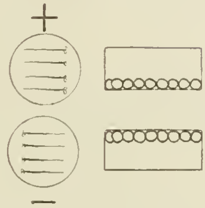
Betrug der Unterschied der Einzelexpositionen ungefähr $^3/_4$ Sekunden, so trat noch die Krümmung bei den weniger begünstigten Exemplaren in der gleichen Weise ein, wie in den in der Tabelle mitgeteilten Versuchen.

Beispiel 4. Lepidiumwurzeln. Dauer der Einzelexpositionen beim Intermittieren $8^1/_2$ und $9^1/_4$ Sekunden. (Verhältnis 1 : 1,09) In der + - Schale 5, in der — - Schale 6 Exemplare.

12^{12} – 12^{29} 17 Minuten — oben

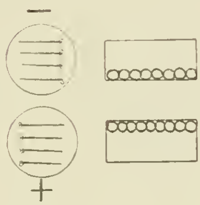
12^{29} – 12^{46} 17 Minuten + oben

12^{46} die — -Schale gedreht:



In dieser Lage dauerten beim Intermittieren die Expositionen $9^1/_4$ Sekunden.

In der entgegengesetzten:



(— oben) nur $8^1/_2$ Sekunden.

12^{46} – 1^{10} 24 Minuten intermittierend exponiert

1^{10} – 1^{40} langsame Klinostatendrehung

1^{40} war in beiden Schalen der deutliche Beginn einer Krümmung nach innen zu konstatieren.

In diesem Versuch war während des Intermittierens bei den Exemplaren der — -Schale die Wand, der die Statolithen anlagen, kürzere Zeit die physikalisch untere als die stärkefreie Wand b. Trotzdem wurde nur die Wand, der die Statolithen anlagen, geotropisch gereizt, wie die auftretende Krümmung bewies.

Dagegen blieben in einem Versuch, in dem die Einzelexpositionen 7 und 8 Sekunden betrugen (Verhältnis 1 : 1,14) und das Intermittieren 31 Minuten währte, die Exemplare der weniger begünstigten Schale sämtlich gerade, während bei den übrigen die Krümmung wie gewöhnlich nach etwa 50 Minuten eintrat. Das gleiche Resultat erhielt ich, wenn die Expositionen 9 und 11,5 Sekunden (Verhältnis 1 : 1,28) und wenn sie 8 und 11 Sekunden (Verhältnis 1 : 1,33) betrugen.

Als letztes Beispiel dieser Reihe sei noch ein Versuch genannt, in dem sich die Expositionszeiten beim Intermittieren fast wie 1 : 2 verhielten.

Beispiel 5. + - Schale mit 4, — - Schale mit 5 Exemplaren.

8^{56} – 9^{13}	17 Minuten + oben
9^{13} – 9^{30}	17 Minuten — oben
9^{30}	+ - Schale gedreht,
9^{30} – 9^{51}	21 Minuten intermittierende Exposition; es dauerten die Einzelexpositionen in der in der folgenden Skizze unter I angegebenen Stellung etwa 6,5 Sekunden, in II (+ oben) etwa 3,3 Sekunden.

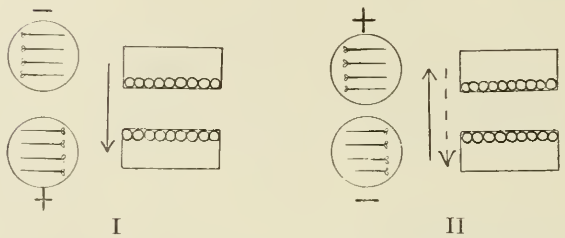


Fig. 6. Die ausgezogenen Pfeile geben die Richtung der Schwerkraft während der längeren, der gestrichelte während der kürzeren Exposition an.

9^{51} – 10^{15}	Drehung am Klinostaten
10^{15}	waren von den 5 Exemplaren der — - Schale 4 nach innen, in der + - Schale von 4 Exemplaren 2 nach aussen gekrümmt, die übrigen gerade.

In diesem Versuch war der Zeitüberschuss der längeren Expositionen gross genug, um in den Exemplaren der + - Schale ein Überwandern der Stärke von der ursprünglichen Seite, die nur 3,3 Sekunden die physikalisch untere war, auf die Gegenseite, die es 6.5 Sekunden war, zu ermöglichen. In den vorher angeführten Versuchen genügte der Zeitüberschuss zwar, um die Stärke bald aus ihrer ursprünglichen Lage zu entfernen, konnte aber, da er in diesen Versuchen viel kleiner war als in Beispiel 5, bei der kaum halbstündigen Dauer des Intermittierens nicht die Überwanderung einer genügenden Zahl von Statolithen an die Gegenwand hervorrufen und so auch keine Krümmung in entgegengesetztem Sinne auslösen.

Wie man sieht, stimmen alle diese Ergebnisse auf das beste mit der Statolithenhypothese überein. Doch schien es mir geboten, um

möglichste Eindeutigkeit der Versuche zu erreichen, eine Anzahl Kontrollversuche anzustellen.

Erstens musste festgestellt werden, ob nicht etwa schon als Folge der ersten beiden längeren Expositionen Krümmungen im Sinne der zweiten auftreten; zweitens schien es mir wünschenswert, zu ermitteln, ob auch bei längerer Dauer der Expositionen beim Intermittieren Krümmungen zustande kämen.

Die erste Feststellung war deshalb besonders nötig, weil DARWIN und PERTZ (1894 und 1902) bei abwechselnder Gegenreizung (gewöhnl. je 30 Minuten) oscillierende Krümmungen erst im Sinne der ersten, dann der zweiten beobachtet hatten und FITTING ihre Ergebnisse bestätigte. Die von mir in den geschilderten Versuchen angewandten Expositionszeiten betrugen zwar gewöhnlich nur etwa 15 Minuten. Immerhin wäre das Auftreten einer ähnlichen Erscheinung denkbar gewesen und hätte vielleicht die Möglichkeit einer anderen Erklärung der in meinen Versuchen aufgetretenen Krümmungen gegeben.

Die Kontrollversuche zeigten aber keine derartigen Oscillationen. Ich teile einige von ihnen mit.

1) 8 Exemplare *Lepidium*. Dauer der Expositionen 13 Minuten.

3^{25} – 3^{38} 13 Minuten + oben

3^{38} – 3^{51} 13 Minuten — oben

von 3^{51} ab Klinostatendrehung

4^{25} bei 1–2 Exemplaren Beginn einer Krümmung im Sinne der ersten Exposition.

5^{00} bei 5—6 Exemplaren schwache Krümmungen im selben Sinne.

6^{10} bei 7 Exemplaren ziemlich deutliche Krümmungen im selben Sinne.

2) 14 Exemplare. Dauer der Expositionen je 15 Minuten.

6^{13} – 6^{28} 15 Minuten + oben,

6^{28} – 6^{43} 15 Minuten — oben

von 6^{43} an Klinostatendrehung.

7^{00} Noch alles gerade.

7^{30} Erste Spuren einer Krümmung von + zu —, also im Sinne der ersten Exposition, bei einigen Exemplaren.

8[25] Krümmung bei einigen etwas verstärkt, einzelne gerade.

3) Dauer der Expositionen 14 Minuten, 6 Exemplare.

11[13] } 14 Minuten + oben
11[27] }

11[27] } 14 Minuten — oben,
11[41] }

von 11[41] ab Klinostatendrehung,
12[30] gerade,
1[00] Beginn einer Krümmung im Sinne der ersten Exposition.
1[30] Krümmung verstärkt.

Diese Versuche zeigen, dass eine Krümmung im Sinne der zweiten Exposition nicht auftrat, sondern nur schwache Krümmungen im Sinne der ersten Ein Oscillieren, ähnlich wie es DARWIN und PERTZ beobachten konnten, findet hier also bei der angewandten Reizdauer nicht statt. In einigen weiteren Versuchen, in denen die erste Exposition etwas kürzer währte als die zweite, traten (aber nur zum Teil) noch schwache Krümmungen ein, wenn z. B. die

erste 12 Minuten, die zweite 15 Minuten
oder die „ 15 „ „ „ 18 „

dauerte, und noch bei einem Verhältnis von 15 : 21 blieben Krümmungen im Sinne der zweiten Reizung aus.

Es scheint mir deshalb also ausgeschlossen, dass die in den Versuchen auf Seite 180—185 beschriebenen Krümmungen eine Folge der längeren Anfangsexpositionen sind.

Dass die Krümmungen nicht so sicher eintreten, wenn die Dauer der Einzelexpositionen beim Intermittieren vergrössert wird, zeigte schon No. 13—15 in Tabelle 2 (S. 184).

Einige Versuche, in denen die Dauer der ersten, längeren Expositionen 14 oder 15, die der kürzeren Expositionen beim Intermittieren 3—4 Minuten betrug, hatten ebenfalls keine Krümmung zur Folge. Nach der Statolithentheorie ist dies zu erwarten, denn in 3—4 Minuten kann schon ein Teil der Stärke auf die Gegenwand gleiten; zum mindesten aber haben sich alle Körner von ihrer ursprünglichen Wand abgelöst. Das Haftenbleiben der Statolithen an der ursprünglichen Wand war aber, wie erinnerlich, der springende Punkt der Versuche, und nur, wenn diese Bedingung erfüllt ist, kommt eine Krümmung zustande.

Versuche mit schneller Klinostatendrehung.

Zu dem gleichen Resultat, zu dem die Versuche mit intermittierender Exposition führten, musste man auch mit Hilfe gleichmässiger, schneller Drehung um eine horizontale Axe gelangen. Ist nämlich durch die „Vorbehandlung“, wie ich die beiden längeren Expositionen in inversen Horizontallagen kurz nennen möchte, die Stärke auf eine Längswand gebracht, ohne dass zugleich ein Krümmungsbestreben im Sinne der zweiten Exposition ausgelöst wird (cf. S. 180), so bleibt die Stärke an dieser Stelle eine Zeitlang liegen, wenn die Pflanzen mit hinreichender Schnelligkeit am Klinostaten rotieren (cf. S. 175).

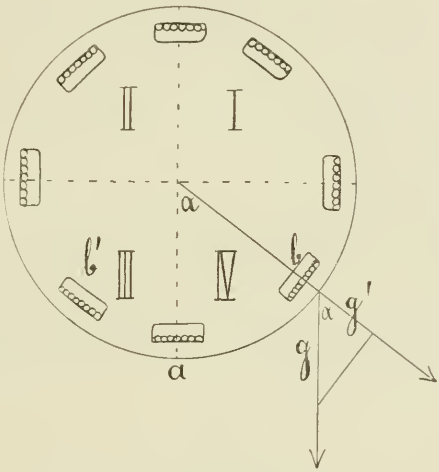


Fig. 7. Erklärung im Text.

Hier gestalten sich die Druckverhältnisse der Stärke ein wenig komplizierter. In nebenstehender Figur sind eine Anzahl der Stellungen, die die Statocyste mit der einseitig gelagerten Stärke auf ihrer Kreisbahn annimmt, festgehalten.

Man erkennt ohne weiteres, dass eine Druckwirkung der Statolithen auf die Wand, der sie angelagert sind, überhaupt nur in den unteren Quadranten III und IV möglich ist. Die ganze Intensität der Schwerkraft kommt nur in der Stellung a zur Geltung, in der die betreffende Längswand eine horizontale Lage hat, in jeder anderen Stellung b, b′ nur ein Bruchteil. Dieser Teil ist, wenn man die Ablenkung der Statocyste von der Lage a mit α bezeichnet: $g' = g \cos \alpha$. Der Druck auf die Wand beginnt im III. Quadranten mit dem Werte 0 und steigt bis g, um dann im IV. wieder bis 0 zu fallen. Auf eine genaue Bestimmung der Summe dieser Kräfte will

ich hier, um nicht zur Infinitesimalrechnung greifen zu müssen, verzichten. Auch ohne die Kenntnis eines bestimmten Wertes, wird man einsehen, dass ein nennenswerter einseitiger Druck der Stärke trotz gleichmässiger Rotation am Klinostaten eintreten muss, natürlich — um es noch einmal zu sagen — unter der Voraussetzung, dass die Stärke die in der Figur angedeutete Lage beibehält, was (cf. S. 175) 20—30 Minuten tatsächlich der Fall ist.

Als Versuchsmaterial verwandte ich hier hauptsächlich *Capsella bursa pastoris* (cf. S. 163). Sowohl die Präsentationszeit als die Wanderzeit der Stärke sind hier kleiner als bei *Lepidium*. Es genügten schon 6—7 Minuten, um die Stärke einer Längswand anzulagern.

Beispiel 1

20 *Capsella*. Temperatur 23° C.

Sie kamen

von 10^{26} bis 10^{33} } 7 Minuten in die erste Horizontallage,

von 10^{33} bis 10^{40} } 7 Minuten in die zweite (inverse) Horizontallage,

von 10^{40} bis 11^{35} } 55 Minuten rotierten sie am Uhrwerk mit einer Drehungsgeschwindigkeit von 7 Sekunden.

Schon 11^{35} zeigten 19 Exemplare im Sinne der zweiten Horizontallage eine deutliche Krümmung, die in der nächsten Viertelstunde (am Klinostaten) noch rasch zunahm.

Beispiel 2.

20 *Capsella*. Temperatur 22° C.

10^{39} – 10^{45} } 6 Minuten erste Horizontallage.

10^{45} – 10^{51} } 6 Minuten zweite Horizontallage.

10^{51} – 11^{45} } 54 Minuten Rotation (Dauer einer Drehung 7 Sekunden).

11^{16} Schon einige im erwarteten Sinne gekrümmt.

11^{45} 19 von 20 deutlich im Sinne der zweiten Horizontallage gekrümmt.

Beispiel 3.

18 *Capsella*. Temperatur 22° C.

11^{31} – 11^{37} } 6 Minuten erste Horizontallage.

11^{37} } 6 Minuten zweite Horizontallage.
11^{43}

11^{43} } 28 Minuten Rotation (Drehungsdauer 8 Sekunden).
12^{15}

am Klinostaten:

12^{15} Schon einige im Sinne der zweiten Horizontallage gekrümmt.

12^{40} 16 im Sinne der zweiten Horizontallage gekrümmt.

* * *

Durch die während der Rotation wirksamen Centrifugalkräfte wurde die Krümmung nicht hervorgerufen. Sie sind an und für sich schon so klein, dass sie während der kurzen Dauer ihrer Einwirkung nicht imstande sind, Krümmungen auszulösen: Es kommen bei 7 Sekunden Drehungsdauer and einem Radius von 10 *cm* eine Centrifugalkraft von 0,008 *g*, bei 8 Sekunden und 10 *cm* nur von 0,006 *g* in Betracht, die in den Versuchen durchschnittlich 40 Minuten wirksam waren. Zudem krümmten sich die Pflanzen, obwohl sie in verschiedener Entfernung vom Rotationscentrum (2—10 *cm*) befestigt waren, gleich schnell und stark. Ferner war immer eine Anzahl so orientiert, dass die Krümmungen zum Teil senkrecht, zum Teil entgegengesetzt zur Wirkung der Centrifugalkraft auftraten.

* * *

Sowohl die Versuche mit intermittierender Exposition, als mit gleichmässiger Rotation haben gezeigt, dass unter Verhältnissen Krümmungen auftreten, bei denen sie nach unseren bisherigen Kenntnissen nicht zu erwarten waren; nur die Statolithenhypothese gibt uns hinlängliche Aufklärung. Was kann man aber von einer naturwissenschaftlichen Hypothese mehr verlangen, als dass fremdartige Erscheinungen, deren Möglichkeit man aus ihr deduciert, sich tatsächlich durch das Experiment nachweisen lassen? Ich glaube daher, in den mitgeteilten Versuchen ein starkes Argument zu ihren Gunsten sehen zu müssen; dies um so mehr, als es sich hier um den Eintritt von Krümmungen handelt, nicht, wie bei vielen der bisher vorgebrachten Argumente, um ein Ausbleiben.

* * *

Kurze Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Im Gegensatz zu den Angaben FITTINGs nimmt auch bei Kombination verschiedener Ablenkungswinkel mit der Ruhelage die Stärke die nach der Statolithenhypothese zu erwartende Lage ein.

2. Der Einwirkung der Centrifugalbeschleunigung folgt die Statolithenstärke auch bei geringerer Grösse der einwirkenden Kraft. Sie wurde untersucht von 0,13 *g* bis 9 *g*. Es zeigt sich dabei eine deutliche Coincidenz zwischen den Wanderzeiten und den von BACH ermittelten Präsentationszeiten.

3. Es gelingt mit Hilfe schneller Klinostatendrehung und intermittierender Exposition in entgegengesetzten Lagen bei kurzer Dauer der Einzelexpositionen, eine gegebene einseitige Lagerung der Stärke eine Zeit lang zu erhalten.

4. Diese Erscheinung lässt sich bei bestimmter Versuchsanordnung dazu benutzen, Krümmungen hervorzurufen, deren Auftreten ohne die Annahme der Statolithenhypothese nicht erklärbar ist.

Die Arbeit wurde November 1905 im Botanischen Institut der Königl. Universität Berlin begonnen und die Versuche im September 1907 abgeschlossen. Meinen hochverehrten Lehrern Herrn Geheimrat Professor Dr. SCHWENDENER, sowie Herrn Dr. BAUR, spreche ich für das Interesse, das sie meiner Arbeit entgegenbrachten, meinen herzlichen Dank aus.

Literaturverzeichnis.

1. BACH, H., 1907: Über die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen Aussenbedingungen. PRINGSHEIMs Jahrb. für wiss. Botanik, Bd. 44, S. 57.
2. DARWIN, F., 1903: The statolith-theory of geotropism. Proc. of the Roy. Soc. of Ldn., Vol. 71, S. 362.
3. DARWIN, F., and PERTZ, D. F. M., 1892: On the artificial production of rhytm in plants. Ann. of Bot. VI, p. 245.
4. —, 1903: On the artificial production of rhytm in plants. Ann. of Bot. XVII, p. 93.
5. —, 1904: Notes on the statolith-theory of geotropism. Proc. of the Roy. Soc of Ldn., Vol. 73, p. 477.
6. FITTING, H., 1904: Geotropische Untersuchungen. Vorläufige Mitteilung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXII, S. 361.
7. —, 1905: Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang, PRINGSHEIMs Jahrb. f. wiss. Bot., XLI, S. 221.
8. —, 1906: Referat über Nr 13 (HABERLANDT, Caulerpa), Bot. Ztg. 64, S. 295.

9. HABERLANDT, G., 1900: Über die Perception des geotropischen Reizes. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XVIII, S. 261.
10. —, 1902: Über die Statolithenfunktion der Stärkekörner. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XX, 189.
11. —, 1903: Zur Statolithentheorie des Geotropismus. PRINGSHEIMs Jahrb. für wiss. Bot. XXXVIII, S. 447.
12. —, 1904: Physiologische Pflanzenanatomie, 3. Aufl.
13. —, 1904: Über den Geotropismus einiger Meeresalgen. Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss, Wien. Math.-Nat. Kl, Bd. 115, I, S. 577.
14. —, 1905: Bemerkungen zur Statolithentheorie. PRINGSHEIMs Jahrb. für wiss. Bot., XLII, S. 321.
15. —, 1906: Statolithenstärke in den Prolificationen von *Caulerpa prolifera*. Bot. Ztg. 64, S. 360.
16. JOST, L., 1902: Die Perception des Schwerereizes in der Pflanze. Biologisches Centralblatt, Bd. XXII, S. 161.
17. —, 1904: I. Referat über Nr. 29 (PICCARD 1904). Bot. Ztg. 62, S. 209.
18. —, 1904: II. Referat über Nr. 2 (DARWIN 1903) in Bot. Ztg. 62, S. 277.
19. —, 1904: III. Referat über Nr 30 (SCHRÖDER 1904). Bot. Ztg. 62, S. 278.
20. —, 1904: IV. Referat über Nr. 5 (DARWIN und PERTZ 1904). Bot. Ztg. 62 S. 279.
21. LINSBAUER, K., 1907: Über Wachstum und Geotropismus der *Aroideen*-Luftwurzeln. Flora 97, S. 267—298.
22. NĚMEC, B., 1900: Über die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XVIII, S. 241.
23. —, 1901: Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. PRINGSHEIMs Jahrb. f. wiss. Bot, XXXVI, S. 80.
24. —, 1902: Die Perception des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Ber. der Deutsch. Bot. Ges., XX, 339.
25. NOLL, F., 1902: Zur Kontroverse über den Geotropismus. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XX, S. 403.
26. —, 1903: Referat über Nr. 11 (HABERLANDT, 1903). Bot. Ztg. 61, S. 181.
27. —, 1906: Kritische Versuche zur Stärkestatolithenhypothese. Sitzungsber. der niederrh. Ges. f. Natur- und Heilkunde, 1905, 2. Hälfte (Bonn 1906).
28. PFEFFER, W., 1904: Pflanzenphysiologie II, 2. Aufl., 1904.
29. PICCARD, A., 1904: Neue Versuche über die geotropische Sensibilität der Wurzelspitze. PRINGSHEIMs Jahrb. f. wiss. Bot., XL, S. 94.
30. SCHRÖDER, H., 1904: Zur Statolithentheorie des Geotropismus. Beihefte zum Bot. Centralbl., 16, S. 269.
31. TISCHLER, 1905: Über das Vorkommen von Statolithen bei wenig oder garnicht geotropischen Wurzeln. Flora 94, S. 1.

7. Walther Schuster: Die Blattaderung des Dicotylenblattes und ihre Abhängigkeit von äusseren Einflüssen.

Mit Tafel VIII—XI und 6 Figuren im Text.

Eingegangen am 3. Dezember 1907.

Durch eine grosse Reihe eingehender Untersuchungen[1]) ist gezeigt worden, in wie weiten Grenzen die anatomische Ausbildung des Laubblattes veränderlich ist. Durch intensive Beleuchtung, andererseits durch diffuses Licht, durch grosse Trockenheit der Luft oder des Bodens gegenüber grosser Feuchtigkeit, werden mannigfache Veränderungen in der Ausbildung der Epidermis mit ihrer Cuticula, den Spaltöffnungen und Haargebilden, des Assimilationsgewebes, der Intercellularen hervorgerufen. Fast stets konnte diese Veränderung als durchaus zweckmässige Reaktion des lebenden Organismus erkannt werden. Auch für die Ausbildung der Leitungsbahnen wurde für die Wasserpflanzen, wie z. B. für *Ranunculus aquatilis* von ASKENASY,[2]) für *Polygonum* von VOLKENS und MASSART und, wenn auch mehr beiläufig, für Sonnen- und Schattenblätter von STAHL[3]) gezeigt, dass die Anzahl der trachealen Elemente in den Bündeln. entsprechend dem erhöhten oder verminderten Wasserbedürfnis zu- oder abnimmt.

1) BONNIER, Bull. d. la soc. bot. d. Fr. t. XXXV, 1888.
HABERLANDT, Sitzungsber. d. Ak. d. Wissensch., Wien CI, 1892.
COSTANTIN, An. d. sc. nat. Bot., série 7, III, 1894.
SCHWENDENER, Naturw. Wochenschr., 18, NF II, 1902.
BRENNER, Flora 90, 1902.
FABRICIUS, Bot. Zentralbl., Beiheft XII, 1902.
Siehe Litteratur auf S. 211 u. 212.

2) ASKENASY, Bot. Ztg. 1870.
VOLKENS, Jahrb. d. kgl. bot. Gartens Berlin, III, 1884.
MASSART, Bull. d. jard. bot. Bruxelles I, 2, 1902.

3) STAHL, Jen. Zeitschr. f. Naturw. 16, NF 9, 1883.

Demgegenüber scheint aus dem Fehlen gegenteiliger Angaben zu folgen, dass die Verteilung dieser Bündel, die mit ihren feinsten Auszweigungen wie mit einem Bewässerungssystem das Blatt gleichsam berieseln, eine völlig konstante sei. Von dieser Meinung müssen besonders VON BUCH und ETTINGHAUSEN[1]) ausgegangen sein, die in ihren zahlreichen Abhandlungen über die Blätter der verschiedenen Familien, ausgestattet mit Tafeln, die in Naturselbstdruck die feinsten Auszweigungen der Blattnervatur zur Darstellung bringen sollten, die Art der Nervenanordnung und Ausbildung zur Identifizierung zumal paläontologischer Pflanzenreste herbeizogen. Sie und in gleicher Weise die übrigen Autoren, die sich mit der Ausbildung der Blattnervatur beschäftigt haben, haben es unterlassen, wirklich den feinsten Verästelungen der Nerven ihre Aufmerksamkeit zuzuwenden, wohl darum, weil es ihnen unmöglich schien, irgend welche Gesetze für diese anscheinend ganz regellosen Bilder aufzustellen.

Ein Anlauf hierzu ist nur in einer kurzen Arbeit von ZALENSKI[2]) gemacht worden, indem er die anatomisch-physiologische Betrachtungsweise zur Auffindung einer Gesetzmässigkeit anwandte. Er ging von der Anschauung aus, dass ein Blatt trockenen Standortes mit besserer Berieselung versehen sein müsse als solches eines feuchten Standortes. So verglich er die Länge der Blattnerven auf einer gleichgrossen Blattfläche und fand, dass die Pflanzen trockenen Standortes, wie z. B. *Trifolium Lupinaster* mit einer Länge der Nerven von 1065 *mm* auf 1 *qcm* eine erheblich grössere Länge der Nerven hatten als die, welche einen feuchten Standort lieben, wie z. B. *Trifolium medium*, mit einer Länge von 460 *mm* auf 1 *qcm*.

Wenn aber demnach augenscheinlich bei verschiedenen Pflanzen die Verästelungen der Nerven in Übereinstimmung mit ihren Lebensbedürfnissen stehen, muss die Frage gestellt werden, ob denn wirklich gerade dieser anatomische Charakter in den Blättern allein unveränderlich sein sollte, während die übrigen Charaktere in weiten Grenzen variabel sind. Muss also die Lösung dieser Frage von Bedeutung sein für die physiologisch-teleologische Betrachtungsweise der Formbildung des Blattes, so scheint sie auch wichtig zu sein zur Aufdeckung entwicklungsmechanischer Faktoren, die bei der Ausbildung der Blattnerven in Wirksamkeit treten. So ungleichmässig im einzelnen auf den ersten Blick die feinsten Auszweigungen des Nervennetzes zu sein scheinen, irgendwelche

1) VON BUCH, Ber. d. Kgl. Akad. d. Wissensch. z. Berlin, 1852.
ETTINGHAUSEN, Sitzungsber. d. Kgl. Akad. d. Wissensch., Wien, Bd. 52, 1865 und Bd. 12, 1854, S. 138 u. 600.

2) ZALENSKI, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 20, 1902.

allgemein gültigen Gesetze müssen ihre Anordnung beherrschen. Lassen sich auch, wie gezeigt werden soll, schon durch genaue vergleichende Studien der Nervatur eines normalen Blattes mannigfache Schlüsse auf die Gesetze ihrer Ausbildung ziehen, so wird doch ein tieferes Eindringen erst ermöglicht durch die Beobachtung der Modifizierbarkeit der formbildenden Kräfte infolge äusserer Einflüsse.

Bevor aber die Veränderungen studiert werden konnten, die durch sie hervorgebracht werden möchten, machte es der Mangel jeder Untersuchung, die die Entwicklung und Ausbildung der feinsten Nervenverästelungen im Blatt zum Gegenstand gehabt hätte, notwendig, diese in ihren Einzelheiten zu verfolgen. Dann erst konnte an die Veränderungen herangegangen werden, die durch äussere Einflüsse hervorgerufen werden. Hier wurden zumal die Licht- und Schattenblätter miteinander verglichen und die Veränderung untersucht, die gesteckte Blätter in ihrer Nervenverteilung erfahren. Zur Ermittlung der die Nervenverzweigung beherrschenden rein mechanischen Faktoren wurden ausser Blättern mit Verletzungen solche untersucht, die während ihres Wachstums einem Zuge ausgesetzt waren. Aus der Analyse der Befunde wird dann versucht, die wirksamen funktionellen und entwicklungsmechanischen Faktoren herauszulösen.

Die Untersuchung wurde im pflanzenphysiologischen Institut der Universität Berlin während des Wintersemesters 1906/07 unter Leitung des Herrn Geheimrat Professor Dr. KNY ausgeführt, dem ich für sein Interesse meinen wärmsten Dank ausspreche. Ebenso danke ich Herrn Privatdozenten Dr. WERNER MAGNUS für vielfache Anregungen und Förderung meiner Untersuchung.

Die Nervatur des normalen Blattes.

Die Arbeiten über die Anordnung und Entwicklung der Nervatur beschränken sich im wesentlichen auf das Studium der Hauptnerven, während über die Auszweigungen der feinen Nervenendigungen wenig gesagt wird. Der erste, der nicht nur systematisch die Nervatur des fertigen Blattes beschrieb, sondern ihre Entwicklung verfolgte, war PAYER.[1]) Er geht davon aus, dass die Teilung der Nerven immer in der Dreizahl erfolge, sowohl im Stiel als im Blatt und unterscheidet dann für die Verteilung der Nerven im Blatt zwei Typen. Um sie zu charakterisieren, soll mit PAYER

1) PAYER, Sur la nervation des feuilles dans les plantes dicotyles, Paris 1840.

der eine Fall hervorgehoben werden, dass ein Bündel von drei Tracheidenketten in das Blatt eingetreten ist. Beim ersten Typus (disposition digitée) verfolgt dann die mittlere Kette ihre Richtung, während die beiden ihr zur Seite verlaufenden Ketten früher oder später zu gleicher Zeit unter gleichem Winkel nach den Seiten abgelenkt werden. Beim zweiten Typus (disposition pennée) biegen die drei Ketten nacheinander nach der gleichen Seite ab, in gleichen Abständen annähernd parallel auslaufend. In den meisten Fällen nun treten drei Bündel von je drei Tracheidenketten in das Blatt ein, von denen das mittlere sich nach dem ersten Typus, die beiden seitlichen nach dem zweiten Typus verzweigen (s. Fig. I). Die Form des Blattes hängt von der Reihenfolge ab, in der die drei Bündel sich vom „Centralcylinder" (l'étui fibro-vasculaire) trennen; sondert sich



Fig. I. Verlauf der Hauptgefässbündel nach PAYER.

das mittlere Bündel zuerst ab, so haben wir gewöhnlich ein ungeteiltes Blatt, trennen sich die seitlichen Bündel zuerst, so entsteht ein gefingertes oder zusammengesetztes Blatt, sondert sich zuerst nur eines der seitlichen Bündel ab, so entwickelt sich die entsprechende Seite des Blattes stärker als die andere Seite. Diese Arbeit PAYERs, die sich auf zahlreiche Beobachtungen stützt, ist von den späteren Autoren unberücksichtigt geblieben, obwohl sie die Anfänge zu einer aussichtsreichen Kenntnis der Formbildung des Blattes bildet. Ein Rückschritt in der Erkenntnis bedeutet die Arbeit von VON BUCH.[1]) Für ihn sind die Primär- und alle Folgenerven schon in der Knospenlage des Blattes vorhanden. Er sagt: „Mag das Blatt auch bis zu ungeheurer Grösse anwachsen, neue Nerven erscheinen doch auf dieser grossen Fläche nicht wieder. Ihre Zahl war schon in der verschlossenen Blattknospe vorhanden."

1) Über Blattnerven und die Gesetze ihrer Verteilung. Ber. d. Kgl. Akad. d. Wissensch. z. Berlin 1852.

Durch die aus der Knospenlage resultierende Faltung des Parenchyms und durch dessen nachträgliche Ausbreitung erklärt er die Nervatur und die Gestalt des Blattes. Da nach späteren Untersuchungen die Sekundär- und Tertiärnerven aber erst nach Ausbreitung des Blattes entstehen, fällt die Voraussetzung, auf die VON BUCH seine Theorie aufbaut.[1]) PRANTL[2]) studiert eingehend die Entwicklung der Nervatur und folgert aus seinen Untersuchungen, dass die Gefässbündel „sich in der Richtung der intensivsten Streckung ausbilden". An derselben Stelle, an der das Blatt weiterwächst, werden auch die Sekundärnerven angelegt. Unter diesen Gesichtspunkten stellt PRANTL die Typen von basiplaster, pleuroplaster und eoclader Nervatur auf. Über die Art der Auszweigung der feineren Nerven sagt PRANTL nichts näheres. DEINEGA[3]) ist der erste, der über die Entstehung der Primär- und Sekundärnerven ausgiebigen Aufschluss gibt: Beim sogenannten monocotylen Typus wird erst der Mittelnerv in der Richtung des stärksten Wachstums angelegt, dann der Reihe nach die Seitennerven, die aber in der Mitte infolge des Breitenwachstums des dazwischen liegenden Parenchyms etwas auseinander rücken. Beim sogenannten dicotylen Typus werden die in die Blattspreite eintretenden Sekundärnerven zur Seite abgelenkt, wenn sie in die Zone des Breitenwachstums der Spreite gelangen. Sie folgen dann der Richtung des weiteren Wachstums. So entsteht bei basipetalem Wachstum des Blattes der Mittelnerv, von dem die Sekundärnerven der Reihe nach dem Rande zu abzweigen. Über den weiteren Verlauf der Verzweigung finden wir bei DEINEGA nur etwa Andeutungen wie folgende: „. . . die Entwicklung der zahlreichen mannigfaltigen Abzweigungen und Anastomosen, welche im Zusammenhange stehen mit dem Flächenwachstum der Blattspreite in verschiedenen Richtungen. . . ." GOEBEL folgt in seiner Organographie der Pflanzen[4]) in seiner Besprechung der Nervatur im Zusammenhange mit dem Wachstum hauptsächlich den Ausführungen DEINEGAs, sie manchmal ergänzend. —

Aus diesen Arbeiten kann als wesentlichstes gefolgert werden, dass die Primär- und Sekundärnerven succedan in der Richtung des stärksten Wachstums entstehen. Es galt also jetzt weiter zu

---

1) Dass die Anlage der Nerven successive erfolgt und nicht genau vorherbestimmt ist, ergibt sich schon aus den Untersuchungen NÄGELIs, die zeigen, dass selbst bei den Anlagen der Hauptnerven im Blatte von *Aralia spinosa* mannigfache Verschiebungen auftreten. NÄGELI. Pflanzenphysiolog. Untersuchungen, Heft 1, S. 116, 1855.

2) Studien über Wachstum, Verzweigung und Nervatur des Laubblattes, insbesondere der Dicotylen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1. 1863.

3) Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Blattes und der Anlage der Gefässbündel. Flora 1898.

4) Organographie der Pflanzen. 1898-1901. S. 490—616.

untersuchen, wie die folgenden Verzweigungen bis in ihre feinsten Verästelungen im einzelnen entstehen.

Zur Untersuchung diente *Vicia Faba*. Diese Pflanze bietet den Vorteil, dass sich zu jeder Zeit aus dem Samen Material in jedem gewünschten Entwicklungsstadium erzielen lässt. Dann aber zeichnete sich die Nervatur durch eine gewisse Regelmässigkeit aus, die es ermöglichte, leichter aus den einzelnen Entwicklungsstadien auf den Gang der Entwicklung zu schliessen. Die Blätter der verschiedenen Altersstufen wurden durch Alkohol entfärbt und durch Chloralhydrat durchsichtig gemacht. Die Nervatur war dann meist leicht mit dem Zeichenapparat wiederzugeben, oft unter Zuhilfenahme der Dunkelfeldbeleuchtung. Bei den jungen Blättern, bei denen es darauf ankam, die Anlagen der Gefässbündel sichtbar zu machen, wurden die Blattstücke auch unter dem Deckglas in Glycerin gekocht, bis eine leichte bräunliche Färbung eintrat. Auf diese Weise gelang es oft, recht deutliche Bilder zu bekommen. Die Zeichnungen wurden auf Millimeterpapier angefertigt, um ein späteres Vergleichen der Nerven auf gleichen Flächen zu erleichtern. Die ausgebildeten Tracheidenketten wurden durchgehends mit schwarzen Linien, die Procambialstränge mit roten Linien wiedergegeben. Zur Terminologie sei bemerkt, dass ich die Procambialstränge im Folgenden als „Anlagen“ bezeichne; unter „ausgebildeten Nerven“ verstehe ich solche, die eine oder mehrere Tracheidenketten ausgebildet hatten. Als wesentlich für die folgende wie für die späteren Untersuchungen mag gleich hier bemerkt werden, dass die Dichte der Nervatur eines normalen Blattes in der ganzen Blattfläche im wesentlichen konstant ist. Nur in unmittelbarer Umgebung des Mittelnerven findet eine Erweiterung der Nervatur statt, die sich bei spitz zulaufender Basis auf dieselbe erstrecken kann, und im äussersten Rande tritt meist eine unbedeutende Verengerung auf, an der auch die Spitze teilnimmt. Zur grösseren Vorsicht wurden, wenn wie im Folgenden eine Entwicklung beobachtet werden sollte, oder überhaupt Vergleiche angestellt werden sollten, Stellen zwischen sich entsprechenden Sekundärnerven untersucht. Die Blätter wurden nach der Grösse geordnet, unter der Annahme, dass bei normalen Bedingungen die Grössenzunahme proportional mit dem Alter verläuft.

Das jüngste untersuchte Blatt (Taf. VIII, Fig. 1) hat eine Grösse von 2,5 *mm* Länge und 2 *mm* Breite, gemessen an der breitesten Stelle. Es zeigt den Mittelnerv ausgebildet, von den fünf Sekundärnerven Teile ausgebildet und den weiteren Verlauf derselben als Anlage. Einige Haupttertiärnerven sind auch schon angelegt. Ein Blatt des nächsten Entwicklungsstadiums (Taf. VIII, Fig. 2) zeigt vier ausgebildete Sekundärnerven, einen noch als Anlage. Die Haupttertiärnerven und einige Verbindungen zwischen ihnen sind angelegt. Die bogige Ver-

bindung der Sekundärnerven am Rande ist immer noch als Anlage vorhanden. Im nächsten Blatt (Taf. VIII, Fig. 3) ist die Vereinigung der Sekundärnerven am Rande fast ganz ausgebildet. Die Felder, die die Tertiärnerven umschliessen, sind weiter geworden und zeigen ein einfaches Netz von Quartärnerven. Im nächsten Blatt (Taf. VIII, Fig. 4) ist die Vereinigung der Sekundärnerven ausgebildet, ebenso sind die wesentlichsten Tertiärnerven als Tracheiden vorhanden. Im nächsten Blatt (Taf. VIII, Fig. 5) sind die Tertiärnerven noch weiter ausgebildet, einige Quartärnerven fangen an ausgebildet zu werden. Im folgenden Blatt (Taf. VIII, Fig. 6) sind die Tertiär- und Quartärnerven fast völlig ausgebildet. Nunmehr werden die von ihnen begrenzten Felder von weiteren Anlagen durchzogen. Ein solches Feld ist in Fig. 7 (Taf. VIII) in stärkerer Vergrösserung dargestellt. Die Grösse des Blattes ist jetzt etwa 1 *cm* lang und 7 *mm* breit. Im nächsten, etwas grösseren Blatte (Taf. VIII, Fig. 8 und 9) sind die Tertiärnerven völlig ausgebildet, die Quartärnerven zum grössten Teile. Fig. 8 (Taf. VIII) zeigt bei schwächerer Vergrösserung ein Übersichtsbild eines Viertelblattes, bei dem nur die fertig ausgebildeten Nervenstränge eingezeichnet sind, während in Fig. 9 (Taf. VIII) eine den Figuren 1—6 entsprechende Vergrösserung angewendet wurde. Ebenso wurden auch im folgenden öfters zwei Vergrösserungen zur bildlichen Darstellung gebracht. Das folgende Blatt (Taf. VIII, Fig. 10 und 11) zeigt eine starke Grössenzunahme. Es ist 15 *mm* lang und 9 *mm* breit, hat also etwa den doppelten Flächeninhalt wie das vorige Blatt. Die Tracheidenausbildung der Nerven ist nicht weiter fortgeschritten, doch sind der Dehnung entsprechend neue Anlagen erfolgt, sodass zwischen Fig. 9—11 (Taf. VIII) in der Entfernung der Anlagen kaum ein Unterschied zu sehen ist. Im folgenden 2 *cm* langen Blatt (Taf. VIII, Fig. 12) hat im Vergleich zum vorigen eine bedeutende Weiterentwicklung stattgefunden. Alle bisherigen Anlagen sind ausgebildet, sodass jetzt ein dichtes Netz Tracheiden vorhanden ist. Auf diese Weise sind die Felder, die die Tertiär- und Quartärnerven bildeten, durch Nerven, die man als Quintärnerven bezeichnen kann, wieder in weitere Felder eingeteilt, die auch von Nerven dicht durchzogen werden (Sextär- und Septärnerven), entsprechend der bislang geschilderten Entstehung der Anlagen. Die in diesen und den folgenden Blättern entstehenden Anlagen bilden kein selbständiges Netz mehr, sondern nur Seitenäste oder Fortsetzungen ausgebildeter Nerven, und sind in den Zeichnungen nicht wiedergegeben. Das folgende Blatt (Taf. VIII, Fig. 13) zeigt entsprechend seiner erheblichen Grössenzunahme weitere Maschen. Im nächsten Blatt (Taf. VIII, Fig. 14) haben sich die Septärnerven weiter fortgesetzt und immer mehr geschlossene Maschen gebildet, in die die auch ausgebildeten Oktärnerven abzweigen. Die Länge des Blattes ist 3,5 *cm*. Das folgende Blatt

(Taf. VIII, Fig. 15) zeigt bei einer Länge von 4 *cm* ein beträchtlich weiteres Nervennetz. Es sind keine neuen Nerven ausgebildet. Das nächste Blatt (Taf. VIII, Fig. 16) ist das letzte dieser Reihe. Es ist das grösste, das ich in der Kultur erzielen konnte. Es ist 5 *cm* lang und 4 *cm* breit. Die Nervatur ist um ein bedeutendes enger, als in den vorigen Blättern und zeigt die erste Ausbildung der Nonärnerven. In diesen letzten drei Blättern sind nur wenig neue Anlagen zu sehen, doch fehlen sie nie ganz.

Wie bei allen Versuchen, bei denen man nicht ein Objekt im Laufe seiner Entwicklung beobachten kann, sondern darauf beschränkt ist, von verschiedenen Objekten einige Momente der Entwicklung herauszunehmen, griff auch hier die Individualität des jeweiligen Blattes und die Willkür des gewählten Momentes oft störend in die logische Folge der Entwicklung ein. Deshalb ward ausser der obigen noch eine andere Entwicklungsreihe von *Vicia Faba* beobachtet. Es gelangte z. B. eine Folge von 44 Blättern zur Untersuchung, die die kürzere vorige Reihe in mancher Hinsicht ergänzten und die dadurch, dass die neuen Anlagen immer mitgezeichnet wurden, es ermöglichten, der Frage näher zu treten, ob etwa das Einhalten einer gewissen Weite der von den Nerven umgrenzten nervenlosen Maschen die Anlage neuer Nerven bedinge. Wäre dies der Fall, so könnte die gesetzmässige Entstehung der Anlagen immer noch in verschiedener Weise erfolgen. Entweder eine Gruppe von Anlagen entsteht gleichzeitig und periodisch, jedesmal, wenn infolge des Blattwachstums die Weite der nervenlosen Felder eine bestimmte Maximalgrösse erreicht hat, oder die Anlagen entstehen successive proportional dem Blattwachstum, und die Weite des Anlagennetzes schwankt während der ganzen Dauer der Entwicklung nur in engen Grenzen. Letzteres schien schon dadurch angezeigt, dass z. B. in den Stadien des engsten Tracheidennetzes immer noch Anlagen auftraten. Statt den Inhalt der einzelnen Maschen zu vergleichen, war es übersichtlicher, die Länge der Nerven auf gleichen Flächen zu messen. Bei der gleichmässigen Verteilung der Nerven musste dies zu einem eindeutigen Resultate führen. Von dem jüngsten untersuchten Blatt an bis zu dem Entwicklungsstadium, in dem die ersten Tertiärnerven auftreten (Taf. VIII, Fig. 1—5), also bei einer Blattlänge von 2,5 bis 10 *mm* betrug die Länge der ausgebildeten und angelegten Nerven auf gleichem Raume mit dem Kurvenmesser in den Zeichnungen gleicher Vergrösserung gemessen, im Durchschnitt 49 und schwankt zwischen 54 und 44. In den darauffolgenden Blättern (Taf. VIII, Fig. 6—11), zu deren Ergänzung noch 11 andere ihnen in der Entwicklung entsprechende Blätter herangezogen wurden, deren Länge zwischen 10 und 20 *mm* schwankte, war bei derselben Vergrösserung auf demselben Raume der Durchschnitt

der Nervenlänge 46, die Grenzwerte 48 und 44. Das nächste Blatt (Taf. VIII, Fig. 12) und 19 Blätter aus der zweiten Folge von der Länge 20—30 *mm* zeigten eine Durchschnittsdichte der Nervatur von 44,5, die Grenzen der Weite waren 50 und 39. Die Nervatur einer Freilandkultur von *Vicia Faba* hat, unter gleichen Bedingungen gemessen, den Wert 31. — Unter demselben Gesichtspunkte wurde eine Folge von sich entwickelnden Blättern von *Pisum sativum* untersucht. In der folgenden Tabelle wird die Dichte des ausgebildeten und angelegten Nervennetzes auf gleichem Gesichtsfeld in den verschiedenen Altersstufen der Blätter angegeben.

Länge der Blätter	Länge der Nerven
2 *mm*	64 *mm*
3 „	60 „
5 „	64 „
7 „	54 „
8 „	54 „
9 „	53 „
11 „	48 „

Die Untersuchung zeigt also, dass mit der Grössenzunahme des Blattes eine kontinuierliche Ergänzung der Nerven erfolgt, so dass die Weite der von Nerven resp. Anlagen eingeschlossenen Maschen in jeder Entwicklungsepoche annähernd konstant ist. Die geringen Schwankungen können öfters, besonders in den beiden ersten beschriebenen Entwicklungsstufen von *Vicia Faba* dadurch verursacht sein, dass die Anlagen manchmal nur unter grossen Schwierigkeiten zu erkennen sind und so vielleicht ihrer zu wenige eingezeichnet wurden. Ziehen wir diesen Faktor ab, so bleiben nur noch enge Grenzen, zwischen denen die Dichte der Nervatur in jeder Entwicklungsstufe schwankt. Vergleichen wir dagegen die ganze Entwicklungsreihe, so macht sich ein stetiges, wenn auch äusserst langsames Weiterwerden der Maschen geltend. Bei *Pisum sativum* betrug dieses Weiterwerden der Maschen während der ganzen Entwicklung 25 pCt., bei *Vicia Faba*, wenn wir das normale Blatt mit einrechnen, 37 pCt Doch sowohl die einzelnen Schwankungen, wie das langsame Weiterwerden des Nervennetzes verschwinden gegenüber der Konstanz der Weite der Maschen. Sie scheint in der Tat ein kontinuierliches Entstehen der Anlagen zu bedingen, und es ergibt sich weiter, dass die verschiedenen Pflanzen wie *Pisum sativum* und *Vicia Faba* eine verschiedene Konstante der Nervendichte besitzen. Es erinnert dies an die von W. Magnus[1]) bei den Hutpilzen experimentell festgestellte Tatsache, dass die Grösse des Entwicklungsfeldes der

1) W. Magnus, Über die Formbildung der Hutpilze, Berlin 1906.

Hymenialerhebungen eine konstante ist, jedoch mit dem Alter des Hutpilzes wächst; ebenso, dass diese Grösse für die einzelnen Arten eine verschiedene ist.

Anders wie mit den Nervenanlagen verhält es sich mit der Ausbildung der Tracheiden. Bei ihnen können wir einen regelmässigen Wechsel von Enger- und Weiterwerden des Netzes beobachten. Die Differenz kann in aufeinanderfolgenden Entwicklungsstufen 60 pCt. ausmachen, ist also unverhältnismässig grösser als diejenige der Anlagen von einem Entwicklungsstadium zum nächsten, die höchstens wenige Prozente ausmacht. In Fig. 8, 12, 14 und 16 (Taf. VIII) sind die Perioden des engen Tracheidennetzes, in Fig. 10, 13 und 15 (Taf. VIII) die des weiten zur Darstellung gebracht. Während der Erweiterung kann kaum eine Ausbildung von Tracheiden stattfinden. Vergleichen wir Fig. 8 mit 10, Fig. 12 mit 13, Fig. 14 mit 15, so ist die Nervenordnung des Tracheidennetzes in beiden Fällen gleich ausgebildet und nur die Weite der Maschen ist erheblich verschieden.

Diese Periodicität in der Ausbildung der Nerven lässt sich auch noch im fertigen Blatte an der Art ihrer Anordnung erkennen. Es gelingt ohne viele Mühe, aus dem Bilde der fertigen Nervatur sich die Stufen des Entstehens zu rekonstruieren. Massgebend ist dabei die grössere Dichte der älteren Nerven und die Art der Teilung der Flächen, von der später eingehender die Rede sein wird. Hat das Blatt, wie z. B. *Vicia Faba*, eine regelmässige Nervatur, so erkennt man dann deutlich, wie in periodischer Folge das erste Tracheidenfeld entsteht, und nach seiner Dehnung in weitere Felder geteilt wird, die sich ihrerseits wieder nach stattgefundener Dehnung teilen und so fort. Eine Ausnahme bilden nur die vorletzten und letzten Nerven. Die vorletzten gehen gewöhnlich aus, wie um das Feld in normaler Weise regelmässig zu teilen, erreichen aber den begrenzenden Nerven nicht und enden frei. Die letzten Nerven verlaufen zum Teil ebenso, zum Teil unregelmässiger.

Es erübrigen sich noch einige Worte über die Art der Ausbildung der Tracheiden. NÄGELI[1]) hat schon darauf hingewiesen, dass die Tracheiden sowohl von der Basis aus, wie nach der Basis hin sich entwickeln könnten. Nach meinen Untersuchungen nehmen zwar die Nervenanlagen im Blatt stets vom ausgebildeten Nerven aus ihren weiteren Verlauf, doch muss ich NÄGELI darin recht geben, dass die Tracheiden sowohl von dem ausgebildeten Nerv aus sich weiter entwickeln können, als auch an irgend einem freien Punkte in den Anlagen den Anfang ihrer Ausbildung erfahren können, um dann von da aus nach einem fertigen Nerven zu verlaufen. Sogar die Sekundärnerven zeigten manchmal ihre tracheale Ausbildung in

---

1) Beiträge zur wissenschaftl. Bot. Heft 1, 1888, S. 37.

der Richtung vom Blattrand nach dem Mittelnerven hin (Taf. VIII, Fig. 1). Für die Nerven höherer Ordnung fand ich folgende sich oft wiederholende Bilder. Einerseits gehen von einem Tracheidenknotenpunkt eine Reihe Procambialstränge nach den umliegenden ausgebildeten Nerven (Taf. VIII, Fig. 2) oder eine zwei Nerven verbindende Anlage ist in der Mitte zu Tracheiden ausgebildet. Andrerseits wird aber auch oft eine vom Nerven ausgehende Tracheide durch die Anlage fortgesetzt oder zwei gegeneinandergerichtete Tracheidenketten werden durch Anlagen verbunden. Die Art, wie die eine Tracheidenkette mit einer andern in Verbindung steht, ist auch verschieden. Bei den Verzweigungen biegt aus dem aus zwei oder mehreren Tracheidenketten bestehenden Nerven eine Kette ab und nimmt ihren eigenen Verlauf. Bei den Anastomosen und bei den von einem Zwickel ausgehenden Nerven legt sich die Tracheide des Nerven höherer Ordnung, öfters sich etwas ausbreitend, an den andern Nerven an. Diese Unterschiede sind schon in den Nervenanlagen kenntlich.

Die Einteilung des ganzen Nervennetzes nach Ordnungen ist bei meinen bisherigen Ausführungen bis auf die letzten Verzweigungen durchgeführt worden, da dies die einzige Möglichkeit schien, eine Übersicht über die sonst nicht bestimmbaren Netze zu gewinnen. Die Bestimmung richtete sich wie schon bei der Rekonstruktion der Nervenentwicklungsstufen, wo die Zugehörigkeit nicht ohne weiteres aus dem Verlauf gegeben war, hauptsächlich nach der Dicke der Nerven,[1]) und wo diese nicht ausschlaggebend war, nach dem Prinzip der Teilung der Flächen durch die Nerven in gleiche Räume. Doch war für jede solche Bestimmung individuelle Behandlung nötig, da durch eine Reihe von Umständen die Zugehörigkeit eines Nerven zu einer oder der andern Ordnung verdeckt schien. Zumal folgender Umstand erschwerte öfters das Erkennen:

Es kommt häufig vor, dass durch ungleiches Wachstum des Blattes die zur Zeit bestehenden Nervenfelder ungleichmässig gedehnt werden. An den Stellen des stärkeren Wachstums werden die Felder weiter als im übrigen Blatte. Es wurde nun oben nachgewiesen, dass dennoch überall die Maschenweite die gleiche bleibt. Es müssen also die Nerven an den Stellen des stärkeren Wachstums den Rang einer höher stehenden Ordnung einnehmen, und umgekehrt, wenn das Blattwachstum an irgend einer Stelle zurückgeblieben ist, an den Stellen des geringeren Wachstums einer tiefer stehenden Ordnung anzugehören scheinen. Betrachten

---

1) Vgl. DE BARY: vergleichende Anatomie der Phanerogamen und Farne 1877 S. 311: „Die in die Laubausbreitung tretenden Bündel geben Aeste oft bis in hohe Ordnungen hinauf ab, deren Stärke mit jeder höheren Ordnung in der Regel abnimmt, jedoch in nach den Einzelfällen sehr verschiedenem Grade“.

wir daraufhin einige Blätter von *Vicia Faba* (Taf. X, Fig. 17 ,18 und 19). Durch das ungleiche Wachstum des Blattes ist die verschiedene Art der Nervatur bei ihnen verursacht. Das Blatt, Fig. 17, hat die Nervatur, wie sie bei gleichmässigem Wachstum entsteht. Wir sehen die normale Folge der Sekundärnerven mit ihren bogigen Verbindungen, an die die Tertiärnerven ansetzen, um in kleinen Bogen den schmalen Rand des Blattes zu durchziehen. Fig. 18 zeigt dagegen ein überaus starkes Wachstum im unteren Teil des Randes. Die Tertiärnerven, die vom ersten Sekundärnerven ausgehen, sind daher zu grossen Bogen ausgewachsen, die ihrerseits nun wieder kleinere Bogen nach dem Rande schicken. Bestimmen wir nun die Ordnung der sich scheinbar entsprechenden kleinen bogigen Tertiärnerven zunächst dem Rande, so erhalten wir für sie bei Blatt Fig. 18 eine höhere Ordnungszahl wie bei Blatt Fig. 17. Die Dehnung der Felder zur Zeit der Entstehung der betreffenden Tertiärnerven erfolgte hauptsächlich in einer zum Mittelnerv spitzwinkligen Richtung; so erscheint denn der oberste Tertiärnerv nach Stärke und Richtung als ein Sekundärnerv. In Blatt Fig. 19 ist die Partie zwischen dem ersten und zweiten Sekundärnerven übermässig gewachsen. Sie wird daher von vier Tertiärnerven durchzogen, die ganz die Sekundärnerven vertreten und die man als Pseudosekundärnerven bezeichnen könnte. Denken wir uns die Zentren übermässigen Wachstums noch ausgesprochener als in diesen Blättern oder andererseits die Blattentwicklung durch Zusammenwachsen gehemmt, so entstehen in den anormalen Blattformen, wie sie KLEIN[1]) beschrieben hat, eine grosse Anzahl von Nerven, die den Charakter der Ordnung, der sie angehören, verloren haben. Zur Erhaltung der konstanten Dichte der Nervatur müssen in jedem Stadium der Entwicklung bei abnormen lokalisierten Wachstumsvergrösserungen oder Hemmungen die zur Zeit der Dehnung normal entstehenden Nerven verlängert und verstärkt resp. weniger ausgebildet werden und ausserdem im ersten Falle Nerven höherer Ordnung angelegt werden, als sie in den übrigen Teilen des Blattes auftreten. — Es sei noch bemerkt, dass der Typus, wie ihn die Figuren 17 und 18 repräsentieren, in etwas abgeschwächter Form die beiden Hälften des normalen *Vicia Faba*-Blattes ausmachen. Es zeigt auch die eine, Fig. 18 entsprechende Hälfte im Vergleich zur andern immer ein verstärktes Wachstum am unteren Rande.

Betrachten wir jetzt nach Feststellung der zeitlichen Entwicklungsfolge, der quantitativen Verteilung und der Art der Entstehung die gegenseitige räumliche Anordnung der Nerven, an einem Blatte mit so regelmässiger Nervatur, wie *Vicia Faba*. Der Mittel-

---

1) KLEIN. Untersuchung über Bildungsabweichungen an Blättern. Pringsh. Jahrb. XXIV (Tafel XIII und XV).

nerv und die Sekundärnerven teilen die ganze mittlere Blattfläche in längliche Streifen ein. Diese werden von den Tertiärnerven meist in einer Schlangenlinie mehrfach durchschnitten. Ihr Ansatz erfolgt senkrecht zu den Sekundärnerven, während ihr mittlerer Teil in schiefer Richtung die Höhendifferenz der beiden Ansatzpunkte ausgleicht. Durch weitere Nerven werden jetzt die entgegengesetzten Krümmungen zweier Tertiärnerven verbunden und somit ist die ganze Fläche in annähernd gleich grosse und regelmässige Fünfecke zerlegt. In Fig. 1, 2 und 3 (Taf. VIII) lässt sich diese Art der Entstehung der ersten Nerven bei jungen Blättern leicht erkennen. In Fig. 13, 14, 15 und 16 (Taf VIII) finden wir sie bei den älteren Blättern wieder. Ein ähnliches Bild kann auch entstehen, indem die Tertiärnerven von beiden Sekundärnerven in verschiedenen Höhen bogig oder eckig nach dem Mittelnerv zulaufen, bis sie sich an den Stellen stärkster Krümmung treffen. Ich lasse die schematische Zeichnung zu diesen Bildern folgen (s. Fig. II).

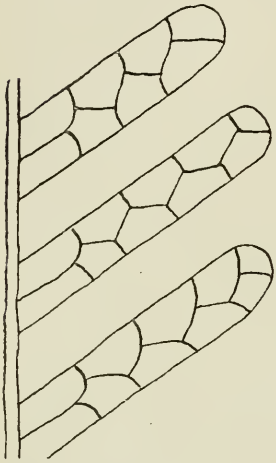


Fig. II.
Schematische Darstellung des Verlaufes der Tertiärnerven.

Oft finden wir beide Entstehungsweisen verbunden. Abweichungen von diesen Fünfecken und nachträgliche Verschiebungen durch das Wachstum lassen sich häufig beobachten, doch können wir sie, besonders, da sie sich bei sehr vielen Pflanzen wiederholen, als normale Typen auffassen. Ist die Fläche zwischen den Sekundärnerven, wie es öfters vorkommt, durch einen den Sekundärnerven parallel verlaufenden Nerven geteilt, so finden wir in diesen Teilflächen die gleiche Anordnung der Nerven, und auch sonst tritt sie bei allen ähnlichen längsgestreckten Flächen meist auf. Diese Fünfecke werden jetzt durch die folgenden Nerven in mehrere annähernd gleich grosse Teile zerschnitten. Für die so entstandenen Felder gilt dasselbe und so fort, bis die letzten Felder mit freiendenden Nerven durchzogen werden. Es lassen sich für die Teilung der so entstehenden mehr oder weniger isodiametrischen Felder vier Typen aufstellen, die selten in strenger Regelmässigkeit, aber fast immer deutlich erkennbar wiederkehren:

1. Das Feld wird durch einen Nerven in zwei gleiche Teile geteilt.
2. Das Feld wird in drei gleiche Teile geteilt, die Nerven schneiden sich unter einem Winkel von etwa 120°.

3. Das Feld wird in vier gleiche Teile geteilt, indem von einem in der Mitte des Feldes befindlichen mehr oder weniger langen Nervenstück von beiden Enden je zwei Nerven nach dem Rande des Feldes ausgehen.
4. Das Feld wird in vier, fünf oder mehr gleiche Teile geteilt, indem die Nerven in der Mitte des Feldes ein Vieleck bilden, von dessen Ecken Nerven nach dem Rande des Feldes verlaufen.

Durch die Unregelmässigkeit der Felder, durch ihre vielfach auch noch späterhin in einer Richtung stark gedehnte Gestalt und durch die Wachstumsverschiebungen wird die Zugehörigkeit eines Bildes zu einem dieser Typen oft in Frage gestellt. Doch lassen sich die Typen bei den Abbildungen des Blattwachstums sowie auch bei den später zu erörternden Licht- und Schattenblättern verfolgen. Je regelmässiger die Nervatur ist, um so deutlicher werden auch die Typen erkennbar. Scheint so auch auf den ersten Blick die Anordnung der Nerven ganz regellos zu sein, so lässt sich doch nach diesen Typen eine gewisse Unterscheidung für die feinere Nervatur beobachten: Bei *Fagus silvatica* (Taf. IX, Fig. 20, 21) finden wir die ersten drei Typen zum Teil in sehr regelmässiger Ausbildung vertreten. Fig. 20 gibt drei grössere Felder wieder, von denen das mittlere links nach Typus zwei in drei, während das obere rechts nach Typus drei in vier annähernd gleich grosse Teile geteilt ist. In Fig. 21 ist das mittlere grosse Feld nach Typus 3 in vier Teile geteilt. Überhaupt lässt sich in beiden Blättern die ganze Nervatur unschwer auf die drei ersten Typen und deren Kombinationen zurückführen. Ebenso deutlich zeigte sich der Typus 2 in den Blättern von *Vicia Faba, Spiraea* und *Acer Negundo* (Taf. IX, Fig. 22), der Typus 3 bei *Mahonia aquifolium*. Seltener ist die Teilung nach Typus 4. Doch fanden sich auch für ihn häufige Belege. Bei *Ribes rubrum* z. B. (Taf. IX, Fig. 23) wird das Feld in vier Teile geteilt, indem die Nerven in der Mitte des Feldes annähernd ein Dreieck bilden, von dessen Ecken drei Nerven nach dem Rande zu verlaufen. Häufiger ist es ein Viereck in der Mitte, das nach dem Rande vier Nerven aussendet. In dem sich entwickelnden Blatte von *Vicia Faba* (Taf. VIII, Fig. 3), das wir schon zur Erkennung des typischen Verlaufes der Tertiärnerven herangezogen haben, ist die gestrichelte Fläche durch ein mittleres Nervensechseck, von dessen Ecken die Nerven nach dem Rande zu verlaufen, in sieben annähernd gleiche Teile geteilt.

Versuchen wir nun, aus den festgestellten Typen das gemeinsame hervorzuheben, so fällt sofort auf, dass im Idealfalle bei allen spitze Winkel nicht vorkommen, sondern nur rechte und zumeist ausgesprochen stumpfe Winkel. Dies spricht sich am deutlichsten

aus bei der Bildung der Fünfecke, und ebenso beim dritten und vierten Typus. Es nähern sich also die entstehenden Flächen Polygonen höherer Ordnung. Das uns hier nun interessierende Charakteristikum solcher Polygone ist es, dass sie Flächen darstellen, die für einen gegebenen Flächeninhalt einen sehr kleinen Umfang haben, wobei dann das Polygon unendlicher Ordnung, der Kreis, überhaupt die Fläche kleinsten Umfanges ist Da sich nun aber höchstens Sechsecke lückenlos aneinanderreihen lassen, können diese Polygone unter den gegebenen Umständen als Flächen kleinsten Umfanges bezeichnet werden. Übertragen wir nun diese Überlegung auf die Blätter, so heisst das nichts anderes, als dass das Streben vorliegt, dass bei gegebener Nervenlänge die Maschen des Netzes einen möglichst grossen Blattinhalt einschliessen, mit anderen Worten, dass den Nerven ein möglichst grosses Wirkungsfeld für ihre zuleitenden und auch ableitenden Funktionen gegeben ist. Es tritt also bei der Anordnung der Nervatur das Prinzip der Stoffzuleitung und Ableitung auf kürzestem Wege in Erscheinung, das schon von HABERLANDT[1]) zur Ausdeutung des Baues des Assimilationssystems mit solchem Erfolge herbeigezogen wurde. Sicherlich muss aber der auf diese Weise erzielten gleichmässigen Verteilung der Nerven auf der Blattfläche auch eine hohe mechanische Bedeutung zugesprochen werden. Für beide Fälle dokumentiert sich deutlich das im organischen Bau überall zutage tretende Prinzip des geringsten Materialaufwandes. — Mit dieser einleuchtenden anatomisch-physiologischen Erklärungsweise des so komplizierten Nervennetzes ist natürlich eine entwicklungsmechanische Erklärung ohne weiteres nicht gegeben. Auch wurde schon darauf hingewiesen, dass für die Bevorzugung dieses oder jenes Typus sich innere Artmerkmale geltend machen. Denn unzweifelhaft ist die Nervatur des ausgewachsenen Blattes durch Vererbung in gewissem Sinne festgelegt. Sie galt daher lange als absolut konstant. So stellt ETTINGHAUSEN[2]) nach der Art und Dichte des Nervennetzes Verwandtschaften zwischen paläontologischen Resten und heute lebenden Pflanzen fest. Dennoch hat er merkwürdigerweise unterlassen, irgendwie einen Versuch zu unternehmen, die verschiedenartigen Nervaturen nach irgendwelchen Prinzipien zu gruppieren, und begnügt sich, Abbildungen in Naturselbstdruck zu geben, die zwar die Hauptnervatur deutlich wiedergeben, die feinsten Nerven aber oft nicht deutlich erkennen lassen.

---

1) HABERLANDT: phys. Pflanzenanat. S. 249, 1896.
„ Ber. d. D. Bot. Ges. IV, 1886.

2) Sitzungsberichte der Kgl. Ak. d. Wissenschaften zu Wien, Mathem. naturw. Klasse Bd. 52, 1865; Bd. 12, 1854, S. 138 und 600.

Unter Annahme der Konstanz bei normaler Entwicklung gelingt es nun, verschiedene Typen aufzustellen. Einen sehr regelmässigen Typus zeigt z. B. die Nervatur von *Vicia Faba*, deren Entstehung wir bereits kennen gelernt haben. Ebenso verhalten sich die Nervaturen von

Fagus silvatica s. Fig. 20 (Taf. IX),
Castanea vesca
Acer Negundo s. Fig. 24 (Taf. IX),
Spiraea spec.,
Pirus aucuparia s. Fig. 25 (Taf. IX),

Die ganze Fläche des fertigen Blattes ist in meist viereckige Felder zerlegt. Diese Felder sind durch eine Anastomose in zwei annähernd gleich grosse Teile geteilt, in welche von der Anastomose aus nach beiden Seiten ein sich verzweigender Ast abgeht. Die Ähnlichkeit der Nervatur dieser Blätter ist eine sehr weitgehende und da *Vicia Faba* mit *Acer Negundo* ebenso wie *Spiraea* mit *Pirus aucuparia* ungefähr die gleiche Maschenweite haben, so sind ihre Nervennetze kaum zu unterscheiden. — Den Typus dieser Verzweigung finden wir, wenn auch oft weniger deutlich ausgeprägt z. B. bei:

Juglans regia,
Fraxinus excelsior,
Ampelopsis Veitschii,
Prunus Persica,
Prunus mahaleb,
Quercus robur,
Philadelphus coronarius,
Convolvulus sepium,
Mahonia aquifolium,
Hedera Helix,
Syringa vulgaris,
Aegopodium podagraria,
Pirus communis,
Ribes aureum,
Oxalis corniculata,
Lathyrus latifolius.

Nur sind bei all diesen Blättern die Felder, in denen die letzten Nerven verlaufen, von unregelmässigerer Gestalt Teils sind sie sehr gross und werden anscheinend ziemlich regellos von den letzten Nerven durchschnitten, wie besonders bei

Oxalis corniculata,
Ribes aureum,
Syringa vulgaris,

teils sind die Felder so verschieden an Gestalt, dass dementsprechend auch die in sie mündenden Nerven wenig gemeinsames erkennen lassen, wie besonders bei

Philadelphus coronarius,
Quercus robur,
Pirus communis,
Lathyrus latifolius.

Eine andere Art der Verzweigung finden wir bei *Geranium pratense* (Taf. IX, Fig. 26). Auch hier sehen wir eine Einteilung in ziemlich unregelmässige Felder, die aber durchschnitten sind von einem blindendigenden Nerven, der nach allen Seiten auch wieder freiendigende Seitenäste aussendet. Die Nervatur bei *Ribes rubrum* (Taf. IX, Fig. 23) und *Viburnum roseum* ist vielleicht als Übergang zwischen beiden Verzweigungsarten anzusehen.

Ein diesem entgegengesetzter Typus zeigt sich bei

Robinia pseudacacia
und *Tilia parvifolia.*

Auch hier wieder unregelmäsige Felder, aber mit sich schliessenden Anastomosen. Freie Endigungen sind bei *Robinia* nur wenige vorhanden, bei *Tilia* fehlen sie fast vollständig[1]).

Schliesslich sehen wir bei

Forsythia suspensa,
Syringa persica,
Salix aurita,
Symphoricarpus racemosus
und *Ligustrum vulgare*

ganz regellose Bilder. Von einer Einteilung in Felder lässt sich bei diesen Blättern kaum sprechen. — Es ist eigentümlich zu sehen, wie Pflanzen der verschiedensten Familien eine so ähnliche Nervatur haben und andererseits wie Pflanzen derselben Familie eine so verschiedene Nervatur zeigen. Was die Dichte der Nervatur anbetrifft, so will ich hier nur die engste und weiteste ziffernmässig angeben, um zu zeigen, in welchem Maasse sie verschieden sein kann[2]). Als Beispiel für extremes Verhalten nehme ich *Ribes rubrum* und *Ribes aureum*. Die Gefässbündel eines gleichen Raumes mit dem Kurvenmesser gemessen ergaben bei *Ribes rubrum* eine Länge von 13,2 *mm*, bei *Ribes aureum* eine Länge von 5,2 *mm* auf den *qmm*.

Die Frage erhob sich nun, wie verhält sich das unter normalen

1) Für *Tilia* macht schon STRASBURGER: Leitungsbahnen pag. 230, auf das Fehlen der Anastomosen aufmerksam.

2) Vgl. ZALENSKI l. c.

Bedingungen konstante Nervennetz, wenn man es verschiedenen Einflüssen aussetzt. Die Überlegung ergab, dass, abgesehen von der Möglichkeit der Veränderungen der Nervatur infolge veränderter Lebensbedingungen, auch schon jede Veränderung der Form des Blattes die Nervatur in ihrem Verhältnis zum Blatt oder die Nervatur als solche umändern müsse. Wenn die Nervatur, d. h. die Gesamtlänge der Nerven etwa konstant ist, so muss z. B. bei einem grösseren Flächeninhalt des Blattes das Netz auseinandergerückt erscheinen. Wenn andererseits die Dichte des Nervennetzes konstant ist, so muss bei einem grösseren Flächeninhalt des Blattes, die Gesamtlänge der Nerven eine grössere werden. Am meisten Erfolg zur Klärung dieser Frage versprach eine Untersuchung von Licht- und Schattenblättern.

Licht- und Schattenblätter.[1])

Die Unterschiede in der Grösse und im anatomischen Bau des in Licht oder Schatten erwachsenen Blattes haben die Aufmerksamkeit einer Reihe von Forschern auf sich gezogen. Abgesehen von den Arbeiten, welche sich mit den unter anormalen Licht- und Feuchtigkeitsverhältnissen eintretenden anatomischen Veränderungen beschäftigt haben,[2]) behandeln eine grosse Reihe eingehender Untersuchungen die Unterschiede im Bau normal erwachsener Licht- und Schattenblätter. Verglichen werden das Assimilationsgewebe, besonders die Palissadenzellen, das Durchlüftungsgewebe, die Ausbildung der Epidermis und die Verteilung der Spaltöffnungen.[3]) In allen diesen Arbeiten ist von der Ausbildung des Nervennetzes so

1) Der Kürze wegen ist in der folgenden Ausführung der Ausdruck Blatt auch für die Teilblätter der Pflanzen gebraucht worden, deren Blätter zusammengesetzt sind.

2) BATALIN, Bot. Ztg. 1871.
PRANTL, Arb. d. Inst. in Würzb. 1874.
KRAUS, Flora 1878.
RAUWENHOFF, Ann. d. sc. nat. série VI t. V. 1878.
VESQUE, Ann. d. sc. nat. série 6 t. XII. 1881.
DUFOUR, Bull. d. l. soc. bot. d. Fr. XXXIII. 1886.
WIESNER, Ber. d. D. bot. Ges. IX. 1891.
LOTHELIER, revue gén. d. Bot. V. 1893.

3) HABERLANDT, Pringsh. Jahrb. III. Heft 1. 1881.
PICK, Bot. Centralbl. XI. 1882.
MER, Bull. d. l. soc. b. d. Fr. 1883.
STAHL, Jen. Ztschr. f. Naturw. XVI. 1883.
GROSGLIK, Bot. Centralbl. XX. 1884.
KOHL, Transp. d. Pflanzen. 1886.

gut wie gar nicht die Rede. Für uns ist aber auch das veränderte Flächenwachstum der Blätter in Schatten und Licht von besonderem Interesse, weil es uns die Möglichkeit gibt, uns über die Beziehungen zwischen einer sich ergebenden verschiedenen Ausbildung des Nervennetzes Rechenschaft zu geben. Über die Grössenverhältnisse der Blätter stehen sich in der Literatur zwei Ansichten diametral gegenüber. Während die meisten Forscher (hauptsächlich KOHL, STAHL und RAUWENHOFF) beobachten, dass die Schattenblätter grösser sind als die Lichtblätter, behaupten DUFOUR, SACHS, PICK und BURGERSTEIN auf Grund von zahlreichen Beobachtungen das Gegenteil. Letztere finden bei im Licht erwachsenen Pflanzen sowohl grössere Zellen als auch grössere Blätter. Die Beobachtungen von STAHL bringen uns dem Verständnis näher. Er beoachtete an der Heidelbeere, dass diese in mässig schwachem Lichte dreimal so grosse Blätter aufweist wie in normalem Licht, in dichtestem Schatten gewachsen aber kleinere Blätter zeigt als das normale Blatt[1]). Vergleichen wir damit die Tatsache, dass bei Kulturen im Dunkeln, wie sie besonders PRANTL, DUFOUR (1887) und WIESNER studiert haben, die Blätter verkümmern, während bei feuchter Kultur nach den Beobachtungen von WIESNER und BRENNER (1900) die Blätter grösser werden, so lässt sich vielleicht das wechselnde Verhalten der Schattenblätter in bezug auf ihre Grösse erklären. Der das Wachstum hemmende Einfluss des fehlenden Lichtes und der das Wachstum fördernde Einfluss der Feuchtigkeit bekämpfen sich im Schattenblatt. Je nachdem der eine oder der andere Faktor stärker ist, werden die Blätter kleiner oder grösser als normal werden. Ähnliches gilt für die Epidermiszellen. Was die Spaltöffnungen anbetrifft, so behauptet DUFOUR und MER, dass sie unabhängig von der Grösse der Zellen entstehen, und zwar im Licht immer, auch wenn dort die Epidermiszellen im Vergleich zum

MER, Bull. d. l. soc. bot. d. Fr. 1886.
DUFOUR, Ann. d. sc. nat. serie VII. t. V. 1887.
EBERDT, Ber. d. D. bot. Ges. VI. 1888.
GENEAU DE LAMARLIÈRE, revue gen. d. bot. 1892.
BRENNER, Flora 1900 (Fettpflanzen).
NORDHAUSEN, Ber. d. D. bot. Ges. XXI. 1903.
BURGERSTEIN, Die Transpiration der Pflanzen. Jena 1904.
ARESCHOUG, Flora 1906.

1) Obgleich ich über diese Frage keine spezielleren Messungen angestellt habe, konnte ich doch nach gelegentlichen Beobachtungen das gleiche Verhalten für

Mahonia aquifolium,
Castanea vesca,
Spiraea spec.,
und *Hedera Helix*

feststellen. (Vgl. S. 222.)

Schattenblatt gedehnt sind, zahlreicher, während BRENNER behauptet, dass die Spaltöffnungen bei Kulturen im Feuchten zuerst infolge der Grössenzunahme der Zellen auseinander gerückt werden, dass aber nach etwa einem halben Jahre neue angelegt werden. Im Anfangsstadium entspräche also bei dem im Trockenen wie im Feuchten gewachsenen Blatte einer bestimmten Anzahl Zellen eine bestimmte Anzahl Spaltöffnungen. Nachher ändere sich dann das Verhältnis, sodass in der feuchten Kultur auf eine gleiche Anzahl Zellen mehr Spaltöffnungen kämen. Der Grund der sich widersprechenden Ansichten wurde schon oben angedeutet: DUFOUR beobachtet Blätter, die, in absolutem Schatten gewachsen, entgegengesetzte Verhältnisse zeigen wie feuchte Kulturen. Zwei Untersuchungen, die ich zu meiner Orientierung an *Ligustrum vulgare* machte, zeigten mir auf gleicher Fläche im

	Licht		Schatten		Vergrösserung	
	I	II	I	II	I	II
Stomata	15	45	6	32	1 : 500	1 : 125
Epidermiszellen . .	155	400	75	358	1 : 500	1 : 125

Das Verhältnis von Spaltöffnungen zu den Zellen ist hiernach beim ersten Versuch im Licht 1 : 10, im Schatten 1 : 12, beim zweiten Versuch im Licht 1 : 9, im Schatten 1 : 11 [1]). Es liegt also nahe, sich das Schattenblatt als ein nur in seinen einzelnen Elementen gedehntes Lichtblatt vorzustellen mit derselben Anzahl Epidermiszellen, Schwammparenchymzellen und Spaltöffnungen. — Über den Bau der Gefässbündel finden wir in der obigen Literatur folgende Angaben. KOHL und DUFOUR schildern die Gefässe an der Hand von Abbildungen als im Schattenblatt geringer an Zahl mit dünneren Wänden und engerem Lumen. BRENNER (1900) sieht die trachealen Elemente nicht verengert und nur in geringerer Zahl angelegt. Was den Verlauf der Nerven anbetrifft, so finden wir hierüber kurze Bemerkungen nur bei STAHL und BRENNER. STAHL sagt darüber folgendes: „Das Längenwachstum der Nerven wird im Schattenblatt in geringerem Masse verlangsamt und hört wahr-

1) Die untersuchten Blätter wurden Ende August gepflückt, also zu einer Zeit, in der die Standortsunterschiede schon den ganzen Sommer über wirksam gewesen waren. Trotzdem war das Verhältnis von Epidermiszellen zu Spaltöffnungen im Gegensatz zu den BRENNERschen Beobachtungen ein annähernd gleiches; im Schattenblatt waren eher etwas weniger Spaltöffnungen als im Lichtblatt.

scheinlich auch später auf als in dem besonnten Blatte". Hieraus ermöglicht sich nach STAHL auch die stärkere Flächenausdehnung des Schattenblattes. BRENNER schreibt, dass die Sekundärnerven bei einem Schattenblatt stumpfer an den Mittelnerven ansetzen als beim Lichtblatt, ein Unterschied, den er für die nördlichen Eichenarten im Vergleich zu den südlichen fand. (1902.) Ausserdem beobachtete er an seinen Kulturen von Fettpflanzen im feuchten Raum eine geringere Ausbildung der Verzweigung der Nerven. Schliesslich folgert KÜSTER[1]) aus den Beobachtungen ZALENSKI's[2]) über die Abhängigkeit der Nervenlänge vom normalen Standort der betreffenden Art: „Dieselbe Hypoplasie wird sich zweifellos auch bei einem Vergleich der Sonnen- und Schattenblätter unserer Laubbäume usw. nachweisen lassen."

Licht- und Schattenblätter folgender Pflanzen wurden von mir untersucht:

Acer Negundo,
Ampelopsis Veitschii,
Castanea vesca,
Convolvulus sepium,
Fagus silvatica,
Forsythia suspensa,
Fraxinus excelsior,
Hedera Helix,
Juglans regia,
Lathyrus latifolius,
Ligustrum vulgare,
Mahonia aquifolium,
Oxalis corniculata,
Pirus aucuparia,
Pirus communis,
Prunus mahaleb,
Prunus Persica,
Philadelphus coronarius,
Quercus robur,
Ribes aureum,
Ribes rubrum,
Robinia pseudacacia,
Salix aurita,
Spiraea spec.,
Symphoricarpus racemosus,
Syringa persica,

1) Pathologische Pflanzenanat. 1903 S. 48.
2) l. c.

Syringa vulgaris.
Viburnum roseum.
Vicia Faba.

Die Auswahl der Pflanzen wurde mehr oder weniger dem Zufall überlassen, indem diejenigen zur Untersuchung bestimmt wurden, bei denen dem Anschein nach die Blätter unter recht deutlichen Beleuchtungsunterschieden aufgewachsen waren. Wo es möglich war, wurden zumeist Blätter derselben Pflanze untersucht, von denen die einen an der äusseren Peripherie im vollsten Licht, die anderen im Innern im gedämpften Lichte sich entwickelt hatten. Schien der innere Teil der Pflanze nicht genügenden Schatten zu bieten, so wurden auch Blätter einer anderen Pflanze derselben Art, die im Schatten wuchs, zum Vergleich herbeigezogen. Die Blätter wurden im August 1906 zum Teil im Tiergarten und im Garten der landwirtschaftlichen Hochschule zu Berlin, zum Teil in Kronberg im Taunus gesammelt, und es wurde darauf geachtet, dass nur Blätter etwa gleichen Alters gewählt wurden. Zu den zur Untersuchung gelangenden Pflanzen muss noch folgendes bemerkt werden: Es wurden an dem gefiederten Blatte von *Acer Negundo* Blätter des ersten und des zweiten seitlichen Fiederpaares untersucht. Letztere sind breiter und mehr oder weniger gelappt. Bei *Mahonia aquifolium*, die mehrjährige Blätter besitzt, wurden gleichjährige Blätter verglichen. Bei *Hedera Helix* und *Oxalis corn.* trifft die Bezeichnung von Licht- und Schattenblättern nicht in der eigentlichen Bedeutung zu, da beide Pflanzen schattenliebend sind. Es war aber von Interesse, auch bei diesen Pflanzen das Verhalten der im Licht und Schatten gewachsenen Blätter zu beobachten: —

Um die Dichte der Nerven zu vergleichen, wurde die Nervatur auf gleichem Gesichtsfeld mit dem Kurvenmesser gemessen. Die Resultate der Untersuchung wurden in Tabelle A festgelegt. Es bedeuten die ersten zwei Spalten die Länge der Nervatur der verschiedenen im Licht und Schatten gewachsenen Blätter in Millimetern auf 1 *qmm.* Die dritte Spalte gibt das prozentuale Verhältnis an. Durch dieses wurde die Reihenfolge der Aufzählung bestimmt. Aus der Tabelle folgt, dass die Nervatur des Schattenblattes im Vergleich zu der des Lichtblattes bei 26 von den untersuchten 29 Pflanzen eine weitere ist. Der Verhältnis schwankt bei diesen mit Ausnahme von *Forsythia*, die nur einen geringen Unterschied von 95 pCt. im Schattenblatte zeigt, zwischen 55 und 87 pCt. Gar keinen Unterschied zeigten die Blätter von *Symphoricarpus* und *Philadelphus.* Eine dichtere Nervatur im Schattenblatte hatte nur *Oxalis.* Betrachten wir erst die Minderzahl der Fälle, bei denen das Schattenblatt keine weitere Nervatur zeigt, als das Lichtblatt. Die

Tabelle A.

Name	Nerven pro *qmm* in *mm*. Licht	Nerven pro *qmm* in *mm*. Schatten	Licht = 100 Schatten = pCt.
Fagus silvatica	11,1	6,1	55
Viburnum roseum	9,2	5,3	57
Castanea vesca	11,6	6,8	59
Pirus communis	9,5	5,7	60
Pirus aucuparia	11,0	6,6	60
Salix aurita	10,0	6,2	62
Acer Negundo b	10,3	6,6	64
Acer Negundo a	9,2	6,0	65
Lathyrus latifolius	5,6	3,7	66
Spiraea spec.	9,2	6,2	67
Juglans regia	12,6	8,4	67
Ribes aureum	13,2	9,0	68
Vicia Faba	8,4	5,8	69
Ligustrum vulgare	8,4	5,8	69
Ampelopsis Veitschii	6,0	4,2	70
Quercus robur	11,6	8,3	72
Ribes rubrum	5,2	3,9	75
Prunus mahaleb	8,3	6,3	76
Prunus Persica	11,7	9,0	77
Hedera Helix	3,6	2,8	77
Fraxinus excelsior	8,4	6,8	81
Syringa persica	10,2	8,5	83
Convolvulus sepium	4,8	4,1	85
Mahonia aquifolium	6,8	5,8	85
Syringa vulgaris	7,4	6,3	85
Robinia pseudacacia	11,5	10,0	87
Forsythia suspensa	6,3	6,0	95
Philadelphus coronarius	5,8		100
Symphoricarpus racemosus	6,8		100
Oxalis corniculata	10,0	13,7	140

Blätter von *Symphoricarpus* und *Philadelphus* wurden an ausgesprochenen Licht- und Schattenstellen gepflückt. Bei *Philadelphus* war die Blattgrösse in beiden Fällen ungefähr die gleiche. Bei *Symphoricarpus* dagegen gelangten vier Licht- und drei Schattenblätter zur Untersuchung, die alle bedeutende Unterschiede in der Blattform, aber die gleiche Weite der Nerven zeigten, also in Licht

und Schatten ihr Nervennetz nicht verändert hatten. Eine Nervatur, die im Lichtblatt weiter war als im Schattenblatte, fand sich nur bei *Oxalis corn.* Eine Erklärungsmöglichkeit für diese Erscheinung liegt vielleicht in der Schattenliebe dieser Pflanze. Schalten wir also diese Blätter aus und ebenso *Forsythia susp.*, die nur einen geringen Unterschied in der Dichte des Nervennetzes im Licht- und Schattenblatt zeigte, so ist die Grösse der Nervatur des Schattenblattes stets eine erheblich geringere. Nehmen wir den Durchschnitt des Verhältnisses dieser Blätter, so ergibt sich als prozentualer Wert der Schattenblattnervatur im Vergleich zu der des Lichtblattes 71 pCt.

Zur Erklärung der Tatsache, dass bei den meisten Pflanzen im Schattenblatt auf den Quadratmillimeter die Nervenlänge eine geringere ist, war die Annahme einer Hypoplasie, wie sie auch KÜSTER in dem oben zitierten Satz vermutet, naheliegend. Man könnte sich vorstellen, dass durch die geringere Transpiration des Schattenblattes das Nervennetz entlastet wird und so nicht zur normalen Ausbildung gelangt. Auf der anderen Seite erheischte die Tatsache, dass die Schattenblätter fast ausnahmslos grösser sind als die Lichtblätter, einen Vergleich zwischen dem Nervennetz des Schatten- und Lichtblattes und ihren Blattgrössen. Schien doch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass das Nervennetz im Schattenblatt das auseinandergezogene Netz des Lichtblattes darstellte[1]).

Um sich nun darüber Klarheit zu verschaffen, in welcher Weise sich die Nerven im Vergleich zu den Blattgrössen verhalten, ist es nötig, folgende Überlegung anzustellen. Nennen wir das Verhältnis des grösseren Schattenblattes zu dem kleineren Lichtblatt δ und das Verhältnis aller Nerven des grösseren zu allen Nerven des kleineren Blattes D, so ergibt sich der Wert des Verhältnisses der Nerven für die gleiche Flächeneinheit, d, den wir im mikroskopischen Bilde nur messen können:

$$1) \qquad d = \frac{D}{\delta}$$

Es sind nun verschiedene Fälle möglich, wie die Nerven sich im grösseren Blatte verhalten können. Einmal können die Nerven der Dehnung des Blattes folgen. Wenn wir dabei berücksichtigen, dass die Flächen im Quadrat, die in ihnen verlaufenden Linien einfach wachsen, so bekommen wir die Gleichung:

$$\sqrt{\delta} = D$$

---

1) Ähnliches scheint auch — soweit aus der kurzen Bemerkung ersichtlich ist — STAHL anzunehmen. l. c. S. 34. Separat-Abdruck.

Setzen wir diesen Wert nun in unsere Definitionsgleichung 1 ein, so bekommen wir:

$$d = \frac{\sqrt{\delta}}{\delta} = \frac{1}{\sqrt{\delta}} \text{ oder}$$

$$\frac{1}{d} = \sqrt{\delta}.$$

Es dehnt sich also dann das Nervennetz entsprechend der Dehnung der Blattfläche, wenn die Wurzel aus dem Verhältnis der Blätter gleich dem reziproken Wert des Verhältnisses der Nerven gleicher Flächen ist.

Es ist aber noch ein anderer Fall möglich, dass nämlich die Nerven im grösseren Schattenblatte die gleiche Länge besitzen, die sie im kleineren Lichtblatt haben. In diesem Falle ist also das Verhältnis der Blattnerven: $D = 1$.

Setzen wir das wieder in unsere Definitionsgleichung 1 ein, so bekommen wir:

$$d = \frac{1}{\delta} \text{ oder}$$

$$\frac{1}{d} = \delta$$

Ist also im Licht- und Schattenblatt die gleiche Nervenlänge vorhanden, so ist das Verhältnis der Blattflächen gleich dem umgekehrten Verhältnis der Nerven auf der gleichen Flächeneinheit gemessen.

Nach dem Bisherigen könnte sich also möglicherweise für das Verhältnis von Blattgrösse und Nervatur folgende Reihe ergeben:

$\frac{1}{d} > \delta$ d. h. im grösseren Schattenblatt sind absolut weniger Nerven als im Lichtblatt.

$\frac{1}{d} = \delta$ d. h. im grösseren Schattenblatt sind genau ebenso viel Nerven als im Lichtblatt.

$\frac{1}{d} < \delta$ d. h. im Schattenblatt sind mehr Nerven als im Lichtblatt.

Ist nun gleichzeitig

$$\frac{1}{d} > \sqrt{\delta},$$

dann sind im Schattenblatt noch immer weniger Nerven, als eine entsprechende Dehnung zum Wachstum der Blätter erfordern würde, vorhanden. Ist

$$\frac{1}{d} = \sqrt{\delta},$$

so sind im Schatten- und Lichtblatt die Nerven der Dehnung der Blätter gefolgt, und ist

$$\frac{1}{d} < \sqrt{\delta},$$

so sind im Schattenblatt mehr Nerven, als es die den Grössen der Blätter entsprechende Dehnung erfordern würde, gebildet.

Die Tabelle B I gibt Aufschluss über das Verhalten der Pflanzen, die im Lichte eine engere Nervatur zeigten als im Schatten. Die Nerven wurden mit dem Kurvenmesser gemessen, die Blätter nach möglichst genauen Zeichnungen mit einem CONRADI'schen Planimeter[1]), der es ohne weiteres gestattet, einen beliebigen Flächeninhalt nach Überfahren des Umfanges abzulesen.[2]) Die Pflanzen sind in der Reihenfolge angeführt, dass von oben nach unten gehend, die Länge der Nervatur des Schattenblattes im Verhältnis zu der des Lichtblattes unter Berücksichtigung der Grösse der Blätter immer wächst. Die zwei ersten Spalten geben die Länge der Nerven im Licht- und Schattenblatt auf gleicher Fläche und die Grössen der Blätter an. Das Verhältnis derselben ist in der 1. und 2. Abteilung der dritten Spalte unter d und $\frac{1}{d}$ aufgezählt. Die 3. und 4. Abteilung beziehen sich auf die Grössen der Blätter, deren Verhältniszahlen unter δ und die Wurzel daraus unter $\sqrt{\delta}$ verzeichnet ist. Die Resultate des Vergleiches zwischen Blattfläche und Nervatur in Prozenten geben die beiden letzten Spalten unter $\frac{1}{d} : \delta$ und $\frac{1}{d} : \sqrt{\delta}$.

Nach der oben gegebenen Deutung der Verhältnisse von δ zu d ergibt sich aus dem Verhältnis von $\frac{1}{d} : \delta$, dass bei

Robinia pseudacacia,
Juglans regia,
Viburnum roseum,
Castanea vesca,
Ribes rubrum,
Fagus silvatica,
Acer Negundo (oberes Fiederpaar),
Hedera Helix,
Salix aurita.

1) Die Theorie der Planimeter ist beschrieben in W. CALVILLE's Lehr- und Handbuch der Landmesskunde, Halberstadt und Leipzig, ERNST'scher Verlag.

2) Es wurde meist nur die Hälfte der Blätter gezeichnet und gemessen, so dass der wirkliche Flächeninhalt der doppelte ist.

die Gesamtlänge der Nervatur des Schattenblattes in seiner Ausbildung hinter der des Lichtblattes zurückgeblieben ist. Es sind im ganzen weniger Nerven entwickelt als im Lichtblatt. Bei

Pirus aucuparia,
Quercus robur,
Spiraea spec.

ist die Gesamtlänge der Nervatur im Licht- und Schattenblatt die gleiche. Das Verhältnis von $\frac{1}{d} : \sqrt{\delta}$ zeigt weiter, dass bei

Syringa persica,
Ampelopsis Veitschii,
Ligustrum vulgare,
Acer Negundo (unteres Fiederpaar),
Lathyrus latifolius

die Gesamtlänge der Nervatur des Schattenblattes grösser ist, als die des Lichtblattes, bis sie bei

Ribes aureum,
Vicia Faba,
Pirus communis

sich der grösseren Ausdehnung des Schattenblattes fast entsprechend verlängert hat. Schliesslich ist bei

Prunus Persica,
Fraxinus excelsior,
Convolvulus sepium,
Prunus mahaleb,
Syringa vulgaris,
Mahonia aquifolium

die Nervatur des Schattenblattes noch stärker verlängert, als es ein der Grössenzunahme des Blattes entsprechendes Wachstum erfordert hätte. In der Mehrzahl der Fälle ist also die Gesamtlänge der Schattennervatur grösser, als die des Lichtblattes, so dass von einer eigentlichen Hemmung nicht gesprochen werden kann. Bei den meisten Blättern zeigt sich vielmehr, dass die Nerven der Dehnung der Blattfläche gefolgt sind, und in einigen wenigen Fällen, dass sie noch neue Auszweigungen gebildet haben.

Dies verschiedene Verhalten der Nervatur findet oft in den Zeichnungen der Nervennetze sein anschauliches Abbild. Während bei den meisten Pflanzen im Lichtblatt die Nerven in einer kleinen Gabelung blind verlaufen, fehlt bei den Pflanzen, die im Schatten-

Tabelle B I.

Name	Nervenlänge auf gleicher Fläche Licht	Nervenlänge auf gleicher Fläche Schatten	Blattgrösse Licht	Blattgrösse Schatten	d	$\frac{1}{d}$	δ	$\sqrt{\delta}$	$\frac{1}{d} : \delta$	$\frac{1}{d} : \sqrt{\delta}$
Robinia pseudacacia .	83	73	2,3	0,5	0,9	1.1	0,2	0,5	550	[220]
Juglans regia	135	90	66	24	0.7	1.5	0,4	0,6	375	[250]
Viburnum roseum . .	98	58	24	23,5	0.6	1,7	1,0	1.0	170	170
Castanea vesca	123	75	32	36	0,6	1,6	1,1	1.0	140	160
Ribes rubrum	46	31	17,7	18,5	0.7	1,1	1,0	1,0	140	140
Fagus silvatica . . .	117	68	12	15,5	0,6	1.7	1,3	1,1	130	150
Acer Negundo b . . .	217	138	10.5	13,9	0,6	1,6	1.3	1,1	120	140
Hedera Helix	46	35	29	32	0,8	1,3	1.1	1.0	120	120
Salix aurita	47	30	5	7	0,6	1,6	1.4	1.2	110	130
Pirus aucuparia . . .	120	70	2,0	3.5	0.6	1,7	1,7	1,3	100	130
Quercus robur	40	28	16	22	0,7	1,4	1.4	1,2	100	120
Spiraea spec.	65	46	4.7	6,7	0,7	1.4	1,4	1,2	100	120
Syringa persica . . .	46	38	5,0	6,5	0,8	1,2	1,3	1,1	90	110
Ampelopsis Veitschii .	64	44	16	25	0.7	1,4	1,6	1.3	90	110
Ligustrum vulgare . .	89	60	1,4	2.2	0,7	1.5	1.6	1,3	90	110
Acer Negundo a . . .	197	125	12,3	24,5	0,6	1,6	2,0	1.4	80	110
Lathyrus latifolius . .	35	23	10,0	18,5	0,7	1,5	1,8	1.3	80	110
Ribes aureum	140	96	7,2	13,6	0,7	1.5	1,9	1,4	80	107
Vicia Faba	90	61	21,8	42,7	0,7	1.5	2,0	1.4	70	107
Pirus communis . . .	118	70	8,5	21	0,6	1,7	2,5	1,6	70	106
Prunus Persica . . .	55	43	15,8	31,8	0.8	1,3	2,0	1,4	60	90
Fraxinus excelsior . .	93	75	7	14	0,8	1.2	2.0	1,4	60	86
Convolvulus sepium .	51.5	43	6,9	15,7	0.8	1,2	2,3	1,5	50	80
Prunus mahaleb . . .	50	38	4,3	13	0,8	1,3	3,0	1,7	40	80
Syringa vulgaris . . .	78	66	21	61	0.8	1.2	2.9	1,7	40	70
Mahonia aquifolium .	75.5	64	2,8	10,7	0,8	1,2	4,0	2.0	30	60

$$\delta = \frac{\text{Blattgrösse Schatten}}{\text{Blattgrösse Licht}}.$$

auf gleicher Fläche gemessen

$$d = \frac{\text{Nervenlänge Schatten}}{\text{Nervenlänge Licht}}$$

$$\frac{1}{d} = \frac{\text{Nervenlänge Licht}}{\text{Nervenlänge Schatten}}$$

blatt eine geringere oder auch die gleiche Gesamtlänge der Nerven haben, wie im Lichtblatt, diese letzte Verzweigung, so z. B. bei *Pirus aucuparia* (Taf. IX, Fig. 25 und 27). Andererseits zeigen die Pflanzen, deren Schattennervatur die gedehnte Lichtnervatur darstellt, sofern sie eine regelmässige Nervatur besitzen, im Schattenblatt oft eine Dehnung der einzelnen Felder und der einliegenden Nerven, so dass häufig Stellen der Nervatur des Schattenblattes, der des Lichtblattes bis auf den Grössenmassstab genau gleichen. Bei *Acer Negundo* (Taf. IX, Fig. 24 und 28) zeigen die Nervaturen z. B. solche ähnlichen Felder. —

Kehren wir zur Betrachtung der Tabelle zurück. Das Verhalten von *Robinia pseudacacia*, *Juglans regia* und *Viburnum roseum* ist ein besonderes. Während bei allen anderen Pflanzen der Tabelle I das Schattenblatt grösser ist als das Lichtblatt, verhält es sich hier umgekehrt. Die Schattenblätter wurden in extremem Schatten gepflückt. Das ganze Schattenblatt ist so in seinem Flächenwachstum als Hypoplasie aufzufassen. Von einem Zusammenhang zwischen Grösse des Blattes und Nervatur kann mithin nicht wohl gesprochen werden. Während bei den anderen untersuchten Pflanzen der Wert für $\frac{1}{d} : \delta$ um 100 schwankt und 140 der grösste Wert ist, finden wir hier 170, 375 und 550. Bei solchen Extremen zeigt sich der Wert der Berücksichtigung der Blattgrösse. Bei *Robinia*, *Juglans* und bei *Mahonia* ist das Verhältnis der Nerven ein fast gleiches und doch nur unter Berücksichtigung der Grössenverhältnisse der Blätter erklärbar. — Während bei diesen Pflanzen alle Schattenblätter kleiner waren als die Lichtblätter fanden sich bei

Castanea vesca,
Mahonia aquifolium,
Spiraea spec.,
Hedera Helix

neben den gewöhnlichen grossen Schattenblättern in extremem Schatten kleinere Blätter, die bei *Castanea*, *Spiraea* und *Hedera* die Lichtblattgrösse nicht erreichten. Trotzdem war die Nervenlänge dieser kleinen Schattenblätter auf gleicher Fläche gemessen immer noch eine geringere als im Lichtblatt. So hatte sie für *Castanea* den prozentualen Wert von 80 pCt. Bei den anderen Pflanzen war der Unterschied geringer.

Interessant ist das Verhalten von *Oxalis corniculata*. Wie schon erwähnt, haben bei *Oxalis* die Lichtblätter eine weitere Nervatur als die im Schatten gewachsenen Blätter, welche auch kleiner sind Es verhielt sich also die Nervatur der Grösse der Blätter entsprechend umgekehrt wie auf Tabelle B I. Das grössere Lichtblatt zeigt eine

Tabelle B II.

Name	Nervenlänge Licht	Nervenlänge Schatten	Blattgrösse Licht	Blattgrösse Schatten	d	$\frac{1}{d}$	δ	$\sqrt{\delta}$	$\frac{1}{d}:\delta$	$\frac{1}{d}:\sqrt{\delta}$
1. *Oxalis corniculata* . .	46	64	0.7	0,5	0 7	1,4	1,4	1,2	100	—
	Licht normal	Licht gross	Licht normal	Licht gross						
2 *Ligustrum vulgare* . .	89	66	1,4	2,5	0,7	1,4	1,8	1,3	—	110
3 *Mahonia aquifolium* .	75,5	60	2,8	5,0	0,8	1,3	1,8	1,3	—	100
4. *Spiraea spec.*	65	55	4,7	8,8	0,8	1,2	1,9	1,4	—	90
5. *Prunus mahaleb* . . .	50	41	4,3	5,5	0,8	1,2	1,3	1,1	—	110

$$\left.\begin{array}{l}\frac{\text{Blattgrösse Licht}}{\text{Blattgrösse Schatten}} = \delta \\ \frac{\text{Nervenlänge Schatten}}{\text{Nervenlänge Licht}} = \frac{1}{d}\end{array}\right\} \text{gültig für 1.}$$

$$\left.\begin{array}{l}\frac{\text{Blattgrösse Licht gross}}{\text{Blattgrösse Licht normal}} = \delta \\ \frac{\text{Nervenlänge Licht normal}}{\text{Nervenlänge Licht gross}} = \frac{1}{d}\end{array}\right\} \text{gültig für 2, 3, 4, 5.}$$

weitere Nervatur als das kleinere Schattenblatt, und zwar, wie Tabelle B II zeigt, ist die absolute Länge der Nervatur im Licht- und Schattenblatt die gleiche:

$$\frac{1}{d} : \delta = 1$$

Diese auffällige Abhängigkeit der Nervatur von der Grösse der Blätter legt die Frage nahe, ob ausnahmslos in Lichtblättern die Dichte der Nervatur die gleiche sei, auch dann, wenn sich erhebliche Grössendifferenzen zwischen den einzelnen im Licht erwachsenen Blättern feststellen lassen. Die Beantwortung dieser Frage wird dazu beitragen, die verschiedenen Verhältnisse der Schattenblätter näher zu beleuchten. — Während bei *Vicia Faba* und den meisten untersuchten Pflanzen in der Tat die Nervatur der verschiedenen Lichtblätter nur in geringen Grenzen schwankte, liessen sich doch einige Pflanzen auffinden, bei denen zusammen mit erheblichen Grössenunterschieden der Blätter auch die Nervatur eine auffällig verschiedene Maschenweite aufwies. Dies war der Fall bei

Ligustrum vulgare,
Mahonia aquifolium,
Spiraea spec.,
Prunus mahaleb.

Bei ihnen zeigten sich in den grossen Lichtblättern stets weniger Nerven auf der Flächeneinheit entwickelt. Die Unterschiede sind fast die gleichen wie die Unterschiede der Licht- und Schattenblätter der gleichen Pflanzen. Verglichen wurden die normalen Lichtblätter mit solchen, die erheblich grösser waren. Wie Tabelle B II ergibt, waren im grossen Lichtblatt die Nerven der Grössenzunahme des Blattes entsprechend verlängert.

$$\frac{1}{d} : \sqrt{\delta} = 1$$

Dieser Wert ist nicht genau fixiert, doch schwankt er in engsten Grenzen um 1. Die Tendenz der Nervatur ist mithin die gleiche, wie sie die Schattenblätter der mittleren Hälfte der Tabelle B I zeigen, bei denen im Schatten sich die Nerven entsprechend den Blattgrössen gedehnt haben. Eine biologische Erklärung dieser Erscheinung lässt sich heute noch nicht geben, dazu müssten erst genauere Untersuchungen lehren, welche Umstände das anormale Grösserwerden dieser Lichtblätter veranlassten. Für das Schattenblatt liegt hingegen, wie wir sahen, die hohe ökologische Bedeutung der geringeren Ausbildung der Nervatur auf der Hand. Da die Schattenblätter gegenüber den Lichtblättern eine erheblich geringere Verdunstungsmöglichkeit besitzen, gebrauchen sie auch eine geringere Menge Wasser zuleitender Elemente. Die grössere Weite des Nervennetzes ist also aufzufassen als eine Anpassung an den geringeren Wasserverbrauch der Flächeneinheit. Die Pflanze ist nun, wie unsere Beobachtungen ergeben haben, imstande, auf verschiedene Weise diese zweckentsprechende Materialersparnis herbeizuführen: der einfachste und häufigste Fall ist der, dass, genau wie bei der normalen Entwicklung der Blätter, die Nervatur dem Blattwachstum folgend, sich dehnt, die Neuanlagen der Nerven aber augenscheinlich nicht gleichen Schritt halten (z. B. *Vicia Faba*). Es kann aber die Anpassung weiter gehen, wenn effektiv die gleiche (*Pirus auc.*) oder sogar eine geringere (*Castanea*) Nervenlänge im Schattenblatt gebildet wird. Dann könnte von einer eigentlichen Hypoplasie der Nerven gesprochen werden. Umgekehrt können aber auch bei abnormen Grössenunterschieden der Licht- und Schattenblätter im Schattenblatte neue Nerven angelegt werden, wodurch allerdings bei weitem nicht die Dichte der Nervatur des Sonnenblattes erreicht wird. In diesem Falle wäre es wohl angängig, die geringe Flächenentwicklung der Sonnenblätter in gewissem Sinne als hypoplastisch

aufzufassen. Dass aber die Pflanze die verschiedenen ihr zur Verfügung stehenden Mittel, das Verhältnis der Nervatur für das Schattenblatt herabzusetzen, in gleicher Weise verwenden kann, ergibt sich aus den für die beiden Fiederpaare von *Acer Negundo* angeführten Zahlen: Das Verhältnis der Blattgrössen der Licht- und Schattenblätter ist bei den beiden Blattformen, die untersucht wurden, ein stark verschiedenes. Es beträgt für das untere Fiederpaar 50 pCt. und für das obere 75 pCt. Das Verhältnis der entsprechenden Nervaturen der gleichen Fläche ist dagegen fast das gleiche: es beträgt für das untere Fiederpaar 65 pCt., für das obere 64 pCt., d. h. also die Verminderung der Gefässbündel war entsprechend dem herabgesetzten Wasserverbrauch im Schattenblatte in beiden Fällen die gleiche, nur um dieselbe Reduktion der Nerven zu erreichen, blieb bei den Blättern, die die geringere Grössendifferenz zeigten, die Nervatur in ihrer absoluten Länge im Schattenblatt zurück, während sie bei den Blättern, die eine grössere Differenz der Ausdehnung aufwiesen, im Schattenblatte mitgedehnt wurde. — Ein Blick auf die Tabelle B I zeigt uns nun, dass diese Überlegung auch für die Allgemeinheit der Fälle ihre Gültigkeit behält: Das Verhältnis der Nerven schwankt, trotz der grossen Differenz im Verhältnis der Blattgrössen von 100–400 pCt., innerhalb nicht weiter Grenzen. Es bewegt sich um 70 herum und schwankt zwischen 60 und 80. Je nachdem nun das Grössenverhältnis der Blätter sich ändert, wird diese gleiche Erweiterung durch Zurückbleiben, Dehnung oder weitere Verzweigung der Nervatur im Schattenblatte erreicht.

Aus den bisher festgestellten Tatsachen war noch nicht ersichtlich, wann der Unterschied in der Differenzierung der Licht- und Schattenblattnervatur ihren Anfang nähme. Bei den Blättern, in denen sich die Schattenblattnervatur entsprechend dem grösseren Blattwachstum gedehnt und verlängert hatte, war die Möglichkeit gegeben, dass das Schattenblatt, bis es die Lichtblattgrösse erreicht, die gleiche Nervatur zeigt, wie das Lichtblatt, und dass erst bei einer nachträglichen Grössenzunahme auch seine Nervatur gedehnt und ergänzt wird. Aber schon bei den Pflanzen, die eine gleiche Gesamtlänge der Nervatur im Licht- und Schattenblatte haben, war eine solche Entwicklung unmöglich, da bei der nachträglichen Dehnung des Blattes ein Zerreissen des fertigen Nervennetzes erfolgen müsste. Zudem haben wir gesehen, dass die Pflanze auch direkt durch geringere Ausbildung der Schattenblattnervatur im Stande ist, das Nervennetz den herabgesetzten Anforderungen anzupassen. Es musste daher untersucht werden, ob nicht etwa bei der Ausbildung der Licht- und Schattenblattnervatur sich im ganzen Laufe der Entwicklung die nachher zu Tage tretenden

Unterschiede geltend machen. Zur Klärung dieser Frage war es wichtig, festzustellen, ob überhaupt die Ausbildung der Nervatur zu beeinflussen sei. Indem davon ausgegangen wurde, dass eine erhöhte Feuchtigkeit der umgebenden Luft den natürlichen Verhältnissen, in denen ein Schattenblatt sich entwickelt, wohl am nächsten kommt, wurde die Entwicklung der Nervatur in einer feuchten Kultur beobachtet. Zur Untersuchung gelangten Blätter von *Vicia Faba*, die im dampfgesättigten Raum unter einer Glocke wuchsen. Es ergab sich sofort ein Unterschied im Vergleich zu den sich entwickelnden Blättern der normalen Kultur, da die Blätter der feuchten Kultur gleichen Alters immer bereits grösser ausgebildet waren. Die Untersuchung ergab nun, dass die Entwicklung der Nerven nur vom Alter der Blätter abhängt, nicht von deren Grösse, dass also die grossen Blätter der feuchten Kultur auf derselben Entwicklungsstufe der Nervenausbildung stehen wie die gleichaltrigen kleineren Blätter der normalen Kultur. Nehmen wir ein Beispiel aus dem Anfang und dem Ende der Entwicklung. Fig. 29 (Taf. IX) zeigt ein Blatt der feuchten Kultur, das die Tertiärnerven und die Anfänge der Quartärnerven ausgebildet hat. Seine Länge ist 1,5 *cm*. In der Nervenentwicklung entspricht es somit dem Blatt Fig. 6 (Taf. VIII) der normalen Versuchsreihe, dessen Länge 1 *cm* beträgt. Andererseits hat das Blatt der normalen Versuchsreihe, das ihm an Grösse entspricht, Fig. 9 (Taf. VIII), die Quartärnerven schon weiter ausgebildet. Das in der Entwicklung der Nerven Fig. 9 entsprechende Blatt der feuchten Kultur ist 2 *cm* lang. Betrachten wir noch ein Blatt aus der späteren Entwicklung. Fig. 30 (Taf. IX) zeigt die Nervatur eines Blattes der feuchten Kultur, das über 3 *cm* lang ist Es sind in ihm die Quintär- ued ersten Sextärnerven ausgebildet, während wir im gleichgrossen Blatt der normalen Kultur Fig. 14 (Taf. VIII) schon Oktärnerven sehen.

Die Vermutung, dass auch die normal entstehenden typischen Schattenblätter bereits in der Entwicklung Unterschiede der Nervenausbildung zeigen würden, fand ihre Bestätigung in der Untersuchung der gleichen Teilblätter von *Acer Negundo*, die im April 1907 gesammelt wurden. Es wurden sowohl Knospen genommen, die sich an der äussersten Krone entwickelt hatten, als solche, welche ganz im Innern des Baumes entstanden. Durch Untersuchungen NORDHAUSENs[1]) wissen wir, dass die bisher bekannten Unterschiede zwischen der anatomischen Entwicklung der Licht- und Schattenblätter sich bereits im Knospenzustand geltend machen, wo also ein Einfluss von Licht und Schatten für die Entwicklung des betreffenden Jahres nicht in Betracht kommen kann, sondern wo bereits bei ihrer Anlage korrelativ die Einflüsse der umgebenden Verhältnisse in

1) l. c.

Wirksamkeit getreten sein müssen. Es konnte nun bestätigt werden, dass auch für die Entwicklung der Nervatur bereits während der Ausbildung, also ohne direkte Einflüsse von Licht und Schatten, sich deutliche Unterschiede geltend machen. Fig. 31 (Taf. IX) zeigt die Nervatur eines *Acer Negundo*-Blattes, das am Rande des Baumes gepflückt wurde, also einem späteren Lichtblatt entsprochen hätte. Fig. 32 (Taf. IX), zeigt die Nervatur eines ungefähr gleich grossen Blattes, das dem Innern des Baumes entnommen wurde: die Nervatur ist noch nicht auf der gleichen Entwicklungsstufe angelangt, wie im ersten Blatt. Dieselbe Entwicklungsstufe wie das dem Rande entnommene Blatt zeigt erst ein weit grösseres, dem Innern entnommenes Blatt: Fig. 22 (Taf. IX). Die jungen Blätter haben somit dieselbe Entwicklung genommen, wie die Blätter der feuchten Kultur von *Vicia Faba* im Vergleich zur normalen. Wir müssen also folgern, dass für die Anlage der Nervatur des Blattes nicht sowohl die Wasserleitung der Nerven in ihrer Funktion direkt wirksam ist, sondern wir vielmehr in der Art ihrer Ausbildung höchst komplizierte Anpassungs- resp. Korrelationsvorgänge zu erkennen haben, wie es etwa die doppelte Anlegung der Palissadenzellen im Lichtblatt ist.

Gesteckte Blätter.

Die bei Licht- und Schattenblättern gemachte Beobachtung von dem Einfluss der Grössenveränderung der Blätter auf die Nervatur, liess die Untersuchung der Nervatur gesteckter Blätter, die nachträglich eine Grössenzunahme zeigen, wünschenswert erscheinen. LINDEMUTH[1]) beschreibt das Verhalten der einzelnen Pflanzen inbezug auf ihre Sprossung, während MATHUSE[2]) mehr die anatomische Veränderung des Blattes studiert. Beide Autoren führen das nachträgliche Wachstum auf „Streckung aller Elemente“ zurück. Über das Verhalten der Blattnervatur gibt auch MATHUSE keine Aufschlüsse, dagegen beschreibt er die Neubildung von Gefässsträngen im Stiel und gibt als Ursache zu dieser Neubildung die unnatürlich starke Ernährung an.

Die folgende Untersuchung ermöglichte mir die Güte des Herrn Gartenbau-Direktor LINDEMUTH, der mir sowohl einige 1904 von ihm gesteckte Blätter, wie auch sein Herbarmaterial in liebenswürdigster Weise zur Untersuchung überliess. Ich verfehle nicht, ihm hierfür meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

1) Gartenflora Bd. 52, 1903, Heft 23 und Ber. d. D. bot. Ges. Bd. 22, 1904.
2) Beiheft z. Bot. Centralbl. Bd 20, 2, 1906.

Zur Untersuchung gelangten Blätter von *Aucuba japonica* und *Hedera Helix*, die beide von 1904 bis 1907 gesteckt wuchsen, und Blätter von *Pelargonium zonale* und *Laurus nobilis*, die ungefähr zwei Monate gesteckt waren. Ausserdem steckte ich Blätter von *Achyranthes Verschaffeltii*, die nach zwei und viereinhalb Monaten untersucht wurden. Die Nervenlänge auf gleichem Raum ergab folgende Zahlen:

Name	Zeitdauer der Steckung	Ursprüngl. Grösse des Blattes	Grösse d. gest. Blattes	Nervenlänge		Normal = 100 Gest. = %
				Normal Bl	Gesteckt. Bl.	
Achyranthes Versch. .	21. XII. 06 — 20. II. 07	5,0 : 4,9	7,0 : 5,4	83	72	87
—	21. XII. 06 — 10. V. 07	5,5 : 5,1	9,2 : 7,7	—	30	36
Laurus nobilis . . .	11. VIII. 03 — 16. X. 03	—	—	138	97	70
Pelargonium zonale .	26. VIII. 03 — 20. X. 03	—	—	59	36	61
Hedera Helix	1904 - 1907	—	—	70	85	121
Aucuba japonica . .	1904 - 1907	—	—	87	151	173

Das Verhalten von *Pelargonium*, *Laurus* und *Achyranthes* zeigt nach zweimonatlicher Steckung eine Dehnung des Nervennetzes um 61, 70, 87 pCt. Mit dem nachträglichen Wachstum des Blattes wird das Nervennetz auseinandergerückt. Zu gleicher Zeit erfolgen aber neue Nervenanlagen. Da mir von *Pelargonium* und *Laurus* nur getrocknete Blätter vorlagen, war eine Untersuchung der Anlagen bei ihnen unmöglich. Bei den frisch untersuchten Blättern von *Achyranthes* hingegen waren sie deutlich und in grosser Anzahl vorhanden. Trotzdem zeigte *Achyranthes* noch nach $4^1/_2$monatlicher Steckung ein weiter stark gedehntes Nervennetz, das jetzt nur noch 36 pCt. der Nervenlänge des normalen Blattes ausmachte. Das Blatt zeigte im Verhältnis zum normalen Blatt eine starke Grössenzunahme. Neue Nervenanlagen waren nicht zu sehen, sodass wir gezwungen sind, anzunehmen, dass das Blatt von *Achyranthes*, auch wenn es länger gesteckt bleibt, immer ein im Verhältnis zum normalen Blatt weiteres Nervennetz hat. Anders verhalten sich die gesteckten Blätter von *Aucuba japonica* und *Hedera Helix*. Diese zeigen nach zweijähriger Steckung ein bedeutend engeres Nervennetz, als das normale Blatt. Bei *Aucuba* (Taf. IX, Fig. 33 und 34) war das Nervennetz des gesteckten Blattes auf gleichem Raum gemessen, fast um das doppelte so lang, als das des normalen Blattes. *Hedera Helix* zeigte eine nicht so starke Veränderung der Nervatur, doch ist *Hedera* infolge der Ver-

schiedenheit der normalen Blattgrössen ein zur Untersuchung nicht geeignetes Objekt. Wir schalten *Hedera* deshalb aus der folgenden Betrachtung aus. Das entgegengesetzte Verhalten von *Achyranthes* und *Aucuba* ist auffällig. Die Ursache mag vielleicht darin zu suchen sein, dass bei *Aucuba* das gesteckte Blatt keine anormalen Grössenverhältnisse zeigte. Die Länge war geringer als die eines normalen ausgewachsenen Blattes; die Breite war ungefähr die gleiche und nur die Dicke zeigte eine deutliche Zunahme. Andererseits waren in dem gesteckten Blatte von *Achyranthes* die Dimensionen in Länge und Breite, einem normalen Blatte gegenüber stark vergrössert. Neuanlagen waren in beiden Blättern erfolgt, während sie aber bei *Aucuba* das Nervennetz verengerten, waren sie bei *Achyranthes* nicht zahlreich genug, um bei der Dehnung des Blattes das Nervennetz in der normalen Dichte zu erhalten. Ob diese Annahme eine richtige ist, war mir nicht möglich zu entscheiden, da mir keine weiteren längere Zeit bewurzelten Blätter zur Untersuchung zur Verfügung standen. In jedem Falle aber finden wir die von MATHUSE für den Stiel beschriebene Hypertrophie der Gefässbündel auch im Blatte wieder.

Es war nun interessant, zu untersuchen, wie anatomisch die so mit Sicherheit festgestellte Anlage von Nerven in einem ausgebildeten Blatte zustande käme, da die Nerven von den mit grossen Interzellularen versehenen schwammparenchymatischen Zellen umgeben sind. Es war einerseits die Möglichkeit gegeben, dass das Schwammparenchym wieder in meristematischen Zustand zurückkehrt, und durch Teilungen die Anlagen bildet. Andererseits konnte auch das Leitparenchym wachsend sich durch das Schwammparenchym schieben. In der Litteratur finden sich auch über das Entstehen der Anlagen der Nervatur im sich entwickelnden Blatte nur wenige Angaben. So sagt z. B. DEINEGA[1]): „Die Ausbildung der Blattrippen kommt sowohl hier als in den andern von mir untersuchten Fällen durch Vergrösserung des Volumens der Zellen des Grundgewebes und der Zellen, aus welchen sich die Gefässbündel entwickeln, zustande“.

Zur Untersuchung gelangten Blätter von *Achyranthes*, die am 21. Dezember 1906 gesteckt und am 26. Februar 1907 entnommen wurden. In den Zellen des Schwammparenchyms waren nirgends Teilungen zu sehen, hingegen wies oft das Leitparenchym Fortsätze auf, die sich anscheinend direkt zwischen die Schwammparenchymzellen hindurchzwängten. In anderen Fällen war die Möglichkeit nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen, dass sich auch das Schwammparenchym durch Streckung an der Bildung der An-

1) DEINEGA, l. c.

lagen beteiligt. Zur Erläuterung des Vorganges vergleichen wir die Zeichnungen.

In Fig. III sehen wir die Tracheide umgeben von zwei Parenchymzellen. Die ursprüngliche Parenchymzelle, die die Spitze der Tracheide abgeschlossen hatte, ist stark gewachsen, sich durch die Schwammparenchymzellen und Interzellularen schiebend. In Fig. IV sehen wir das Ende einer Tracheide, deren zwei seitliche Leitparenchymzellen die Tracheide umschliessen. Die eine der Parenchymzellen ist stark weiter gewachsen und hat sich dann quer geteilt. Ihre gewundene Gestalt zeigt, wie sie sich den Weg durch das Schwammparenchym bahnen musste. Es kann auch irgend eine Parenchymzelle in der Richtung senkrecht zur Tracheide weiter wachsen (Fig. V) und sich von Zeit zu Zeit querteilend, die Anlage bilden. Manchmal liegen zwei solche Schläuche nebeneinander, meist

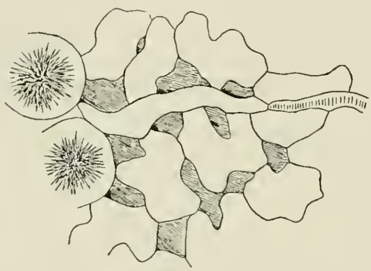


Fig. III.

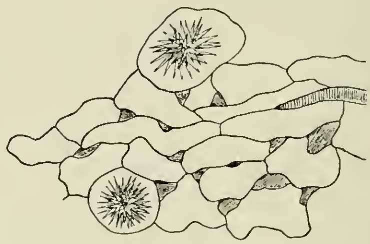


Fig. IV.

liegen sie übereinander. Aus diesen durch das Schwammparenchym wachsenden Zellen bilden sich später die Tracheiden mit ihren sie umgebenden Parenchymzellen.

Mechanische Eingriffe.

Die Ausbildung trachealer Elemente kann aber an und für sich auch in ganz anderer Weise im Blatte zustande kommen. Ich hatte mir die Frage vorgelegt, ob etwa beim Durchschneiden des Hauptnerven oder auch nur durch seitliche Einschnitte in das Blatt eine verschiedenartige Ausbildung der Nervatur oberhalb und unterhalb der Einschnitte zustande käme. Ich hatte besonders geglaubt, dass bei einem Schnitt durch den Hauptnerv sich die feinen Auszweigungen vielleicht oberhalb der Schnittfläche als Ersatz für den Hauptnerv enger entwickeln würden. Von ähnlichen Überlegungen war auch KÜSTER[1]) ausgegangen, wenn er schreibt, „Um Leit-

1) l. c. S. 143.

bündel . . . zu erhöhten Leistungen zu bringen, durchschnitt ich an jugendlichen Blättern zahlreicher dikotyledoner Gewächse mit fiederiger Nervatur die Mittelrippen in der Erwartung, dass vielleicht die Anastomosen, welche den Wasserverkehr zwischen den oberen und unteren Hälften zu übernehmen wohl geeignet gewesen wären, eine stärkere Ausbildung erfahren würden, als unter normalen Verhältnissen. Das Erwartete traf aber nicht ein. In den meisten Fällen sind die Seitennerven und ihre Anastomosen nicht imstande, den durchschnittenen Mittelnerven zu ersetzen und die obere Blatthälfte ausreichend zu versorgen: entweder geht diese völlig zugrunde oder verfärbt sich oder die Blattentwicklung verläuft anormal“.



Fig. V.

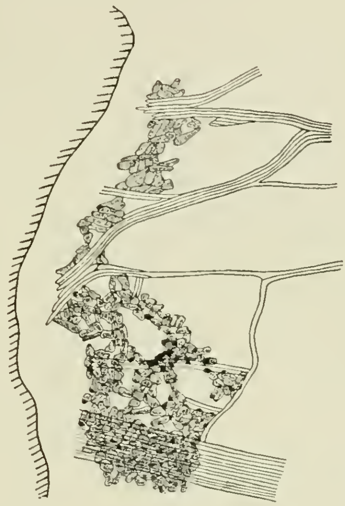


Fig. VI.

Hiermit nicht in Ubereinstimmung stehen die Beobachtungen POTONIÉs[1]) und HABERLANDTs[2]), die es gerade als einen wesentlichen Vorteil der dikotylen Nervatur ansehen, dass die Versorgung der einzelnen Blattteile nicht mehr bestimmten Nerven zufällt. Aus meinen Untersuchungen an *Vicia Faba* muss ich folgern, dass beide Auffassungen nicht ganz den Verhältnissen entsprechen. Zwar konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen, dass die Nervatur der oberen Blatthälfte enger wird. Aber bei dem sich im allgemeinen nach Durchschneidung des Mittelnerven weiter gut entwickelnden Blatte stellte sich heraus, dass eine Neubildung von Gefässanastomosen ganz eigenartiger Natur stattgefunden hatte. Der Mittelnerv

1) Naturw. Wochenschrift XI, 1896.
2) Physiologische Pflanzenanatomie S. 342.

(Fig. VI) ist oberhalb des Einschnittes mit den bei dem Einschnitt gleichfalls getroffenen Hauptnerven durch Tracheiden verbunden, die man vielleicht am besten mit den Speichertracheiden vergleichen kann. Sie haben mehr oder weniger isodiametrische Form und stellen ziemlich unregelmässig verlaufende Ketten dar. Teilweise liegen sie sogar direkt oberhalb des Mittelnerven. Augenscheinlich sind sie nichts anderes als Parenchymzellen, die sich direkt durch Membranverdickung und Verlust ihres Inhalts in tracheale Elemente verwandelt haben. Durch ihre Bildung wird aufs beste der Zusammenhang zwischen den freien Endigungen der Hauptnerven hergestellt und somit das Hauptnervennetz wieder in sich geschlossen. Ihre Ausbildung kann wohl direkt auf den funktionellen Reiz des gesteigerten Wasserdurchstromes zurückgeführt werden, besonders auch deshalb, weil unterhalb des Einschnittes die Nerven solche Verbindungen nicht aufzuweisen pflegen. Somit haben sie auch grosse Ähnlichkeit mit den Tracheidenverbindungen zwischen den Tracheen des Stecklings und der Unterlage beim Pfropfen und allem Anschein nach scheint ein direkter Gegensatz zwischen ihrer Bildung und der der gewöhnlichen Nervenanastomosen zu bestehen, deren Bildung, wie wir sahen, viel komplizierteren Korrelationen gehorcht.

Spannung.

Bekanntlich ist dem Xylem der Leitungsbahnen ausser seiner wasserleitenden Funktion meistens auch eine mechanische zuzuschreiben. Der Nervatur der Blätter, die bisher nur von dem Gesichtspunkt der Wasserversorgung betrachtet wurde, kommt fraglos auch eine hohe mechanische Bedeutung zu. HABERLANDT[1]) sagt von ihr: „Ein im Winde flatterndes Laubblatt ist Scherkräften ausgesetzt, die senkrecht zu seiner Flächenausdehnung wirken und es zu zerfetzen drohen. Um dieser Gefahr wirksam zu begegnen, müssen offenbar die zur Herstellung der Biegungsfestigkeit dienenden Träger durch möglichst zahlreiche Querverbindungen fest miteinander verkoppelt sein. Dies geschieht nun durch die . . . Gefässbündelanastomosen, welche in monokotylen und dikotylen Blättern ein reiches Netzwerk bilden.“ Es war also die Frage, ob durch mechanische Faktoren die Anzahl dieser Querverbindungen zu beeinflussen ist. Nachdem nun die Abhängigkeit der Ausbildung des mechanischen Systems von äusseren Einflüssen durch zahlreiche

1) Physiologische Pflanzenanatomie S. 175.

Beispiele gesichert ist, lag es nahe, zu untersuchen, ob nicht die Nervatur des Blattes durch Zugkräfte veränderlich sei. Um die Blätter von *Vicia Faba* der Einwirkung des Zuges auszusetzen, wurden sie bei einer Grösse von etwa 5 *mm* mittels einer kleinen Klammer gefasst und durch Belastung nach der gewollten Richtung gezogen. Da die Blätter in so jugendlichem Zustand noch fest gefaltet sind und ein Ausbreiten gewöhnlich nur unter Schädigung des Blattes möglich war, wurden sie in gefaltetem Zustande eingespannt. Die am Anfang kleine Belastung ward mit der Zeit vergrössert und die Blätter, nachdem sie nach Ablauf von etwa 8 Tagen eine Grösse von etwa 2—3 *cm* erreicht hatten, untersucht. Es wurden zwei Versuche angestellt. Beim ersten wurde das Blatt an der Spitze neben dem Mittelnerven gefasst und annähernd in der Richtung des Mittelnerven gezogen. Die Dauer und Stärke der Belastung war folgende: in Abständen von 2 und 3 Tagen wurde mit 1,7, 4,0 und 9,3 *g* belastet.

Die Form des gezogenen Blattes blieb ganz die normale, bis auf die Stelle, an der die Klammer das Blatt fasste. Dort hat der Zug das Wachstum gefördert, so dass der Blattrand einen Auswuchs bildet. Betrachten wir die Nervatur. Fig. 35 (Taf. XI) zeigt die Nervatur der Spitze des gespannten Blattes, Fig. 36 (Taf. X) die eines normalen Blattes. Im normalen Blatt ist der Winkel, den die Sekundärnerven mit dem Primärnerven bilden, etwa 36°, im gezogenen Blatt etwa 64°. Sie sind also nach dem Angriffspunkt des Zuges abgelenkt. Die Tertiär- und übrigen Nerven haben sich der veränderten Richtung der Sekundärnerven angeschlossen, so dass ihr Verlauf im normalen und gespannten Blatte zwar absolut verschieden ist, aber relativ zu den Sekundärnerven ungefähr der gleiche ist. Sie sind wahrscheinlich nicht mehr direkt vom Zuge beeinflusst, sondern füllen den Raum zwischen den Sekundärnerven in gleicher Weise wie im normalen Blatte aus. Am Angriffspunkt des Zuges — in der Figur mit einem Stern bezeichnet — haben sich die Sekundärnerven in die Richtung des Zuges eingestellt. Die mit 2, 3 und 4 bezeichneten Nerven würden sich über den Blattrand hinaus verlängert, in einem Punkte treffen, der auf der Linie des Zuges liegt. Das Nervennetz zwischen diesen Sekundärnerven zeigt sich am Rande stark verändert: die freien Endigungen werden selten, das Netz dichter und die Maschen in der Richtung des Zuges gedehnt. Was das Gesamtbild des Nervennetzes betrifft, so ist die grosse Zahl der Sekundärnerven auffallend. Während sie im normalen Blatt gewöhnlich die Zahl 5 nicht übersteigt, zählen wir im gespannten Blatte 7. Dadurch, dass die Sekundärnerven alle in stumpferem Winkel mit den Primärnerven das Blatt durchziehen, ist Raum für eine grössere Anzahl derselben gegeben, die der beanspruchten

Festigkeit zugute kommt. Zur Erhöhung der Festigkeit tragen auch die Tertiärnerven, die den Sekundärnerven parallel verlaufen, bei. Im normalen Blatt ist ihre Zahl äusserst beschränkt, während sie im gespannten Blatt in der Spitze auffallend häufig auftreten. Dieser Versuch ergab als Hauptresultat ein Sicheinstellen der Sekundärnerven in die Richtung des Zuges und ein Vermehren der Hauptnerven zur Erhöhung der Festigkeit.

Ein zweiter Versuch wurde mit seitlichem Zuge angestellt. Da bei nur seitlichem Zuge das Blatt dem Wachstum des Stengels nicht folgen konnte und abbrach, wurde das zur Untersuchung kommende Blatt sowohl an der Spitze am Mittelnerv nach oben, wie seitlich nach unten gezogen. Dadurch, dass der Zug nach oben immer stärker gehalten wurde wie der seitliche Zug, konnte das Blatt dem Wachstum des Stengels folgen, indem es das seitliche Gewicht nachzog. Die Dauer und Grösse der Belastung war folgende:

Datum	Belastung in *g*	
	an der Spitze	seitlich
15. Juni 1907	3,0	1,8
17. „ 1907	5,4	3,6
18. „ 1907	7,8	5,4
19. „ 1907	9,0	6,6
21. „ 1907	11,4	8,4
22. „ 1907	13,2	9,6
23. „ 1907	untersucht	

Infolge des doppelten Zuges liegen die Verhältnisse hier wesentlich anders als im ersten Versuch. Hier haben wir zwei Kräfte, die sich in komplizierter Weise im Blatt verteilen. Betrachten wir das gezogene Blatt. Die Form des Blattes ist nicht mehr die normale. Unterhalb der Angriffsstelle des Zuges hat anormales Breitenwachstum stattgefunden. Der unterste Sekundärnerv und die mit ihm in einer Richtung verlaufenden Tertiärnerven sind dementsprechend im Vergleich zu denen des normalen Blattes seitlich abgelenkt Während der Winkel, den der letzte Sekundärnerv mit den Primärnerven bildet, im normalen Blatt etwa 33° beträgt, ist er im gespannten Blatt stumpfer und beträgt etwa 47°. Die drei Sekundärnerven der Spitze (Fig. 37 Taf. XI,) verlaufen in Bogen, deren stärkste Krümmung in der Richtung des Zuges zwischen Angriffspunkt und Blattspitze liegt und nach dem Angriffspunkt gerichtet ist. Ein Vergleich mit den entsprechenden Nerven des normalen

Blattes (Taf. XI Fig. 36) zeigt, wie überaus charakteristisch die Veränderung ist. Die Tertiärnerven zeigen auch einen von der normalen Richtung verschiedenen Lauf. Während sie im normalen Blatt nach der Blattspitze zu gerichtet sind, verlaufen sie im gezogenen Blatt meist wagerecht in der Richtung nach dem Mittelnerven hin. Am Angriffspunkt des seitlichen Zuges haben sich zwar die im normalen Blatt nach der Spitze gerichteten Tertiärnerven in die Richtung des Zuges eingestellt, doch ist eine deutliche Beeinflussung der Richtung der Maschen wie beim ersten Versuch hier nicht zu erkennen. Die Ursache haben wir vielleicht in der oben erwähnten Verteilung der Spannnungen zu suchen.

Fassen wir die beiden Versuche zusammen, so ergab sich:

1. Die vom Zuge am stärksten getroffenen Sekundärnerven stellen sich entweder in die Richtung des Zuges ein, wie die ersten Sekundärnerven des ersten Versuches zeigen, oder sie verlaufen in Bögen, deren Krümmung nach dem Angriffspunkt des Zuges gerichtet ist, wie es die ersten Sekundärnerven im zweiten Versuch zeigten.
2. Die Tertiärnerven werden durch die veränderte Lage der Sekundärnerven anders gerichtet oder stellen sich unmittelbar vom Zug getroffen, in dessen Richtung ein.
3. Zur Erhöhung der Festigkeit können die Sekundär- und Tertiärnerven vermehrt werden und ebenso kann das Maschennetz in den Gegenden stärkster Spannung verengert werden.

Resultate.

Als wesentliche Resultate unserer Untersuchungen können wir folgende Sätze aufstellen:

1. Die Nervatur der Blätter entwickelt sich sukzessive derart, dass die Dichte des gesamten Nervennetzes im ganzen Laufe der Entwicklung für jede Pflanze einen ihr eigentümlichen nahezu konstanten Wert hat.
2. Die räumliche Anordnung der feineren Nervenauszweigungen erfolgt nach dem Prinzip der Bildungen von Flächen kleinsten Umfanges. Die biologische Bedeutung wird darin gesehen, dass von einer möglichst geringen Nervenlänge möglichst gleichmässig die Blattfläche durchzogen wird und so bei gegebener Nervenlänge die Leitung auf kürzestem Wege erfolgt.

3. Das so entstandene Verhältnis von Nervenlänge und Blattfläche ist für ein normales Blatt durch Vererbung festgelegt.
4. Mit einer eingreifenden Veränderung der funktionellen Inanspruchnahme ändert sich dies Verhältnis.
5. Bei gesteigerter Nahrungszufuhr, wie sie im gesteckten Blatte stattfindet, werden die Leitungsbahnen vermehrt.
6. Der unmittelbare funktionelle Einfluss stärkerer Wasserdurchströmung führt bei Schnitten durch den Mittelnerv zur Umbildung der Parenchymzellen zu Tracheiden.
7. Bei den Schattenblättern tritt eine Reduktion der Gefässbündel ein, die entwicklungsmechanisch auf verschiedene Weise zustande kommen kann. Schon während der Entwicklung des Schattenblattes machen sich diese Unterschiede geltend.
8. Auch durch mechanische Inanspruchnahme kann das Nervennetz in seiner Dichte und in seinem Verlaufe beeinflusst werden.

Erklärung der Tafeln.

Tafel VIII.

Fig. 1–16. Entwicklung der Nervatur bei *Vicia Faba*. Fig. 1–6, 9, 11 Vergr. 18,5, Fig. 7 Vergr. 53, Fig. 8, 10, 12–16 Vergr. 6,5.

Tafel IX.

Fig. 20. *Fagus silvatica*, Licht. Vergr. 18,5.
„ 21. *Fagus silvatica*, Schatten. Vergr. 18,5.
„ 22. *Acer Negundo*, vom Innern des Baumes. Vergr. 18,5.
„ 23. *Ribes rubrum*, Licht. Vergr. 6,5.
„ 24. *Acer Negundo*, Licht. Verg. 18.5.
„ 25. *Pirus aucuparia*, Licht. Vergr. 18,5.
„ 26. *Geranium pratense* Vergr. 18,5.
„ 27. *Pirus aucuparia*, Schatten. Vergr. 18,5.
„ 28. *Acer Negundo*, Schatten. Vergr. 18.5.
„ 29. *Vicia Faba*, feuchte Kultur. Vergr. 18,5.
„ 30. *Vicia Faba*, feuchte Kultur. Vergr. 6,5.
„ 31. *Acer Negundo*, vom Raud des Baumes. Vergr. 18,5.
„ 32. *Acer Negundo*, Vom Innern des Baumes. Vergr. 18,5.
„ 33. *Aucuba japonica*, normales Blatt. Vergr. 2,5.
„ 34. „ „ gestecktes Blatt. Vergr. 2,5.

Tafel X.

Fig. 17, 18, 19. Nervatur verschiedener Blattformen bei *Vicia Faba.* (Photographien, etwas vergrössert.)

„ 35. Nervatur der Blattspitze eines durch Zug gespannten Blattes von *Vicia Faba.* (Mikrophotographie.) Vergr. 21.

Tafel XI.

Fig. 36. Nervatur der Blattspitze eines normalen Blattes von *Vicia Faba.* (Mikrophotographie.) Vergr. 21.

„ 37. Nervatur der Blattspitze eines durch Zug gespannten Blattes von *Vicia Faba.* (Mikrophotographie.) Vergr. 21.

Die Photographien und Mikrophotographien wurden unter meiner Aufsicht in der photographischen Lehranstalt des Lettevereins zu Berlin aufgenommen.

8. Wilhelm Wollenweber: Untersuchungen über die Algengattung Haematococcus.

Mit Tafel XII—XVI und 12 Abbildungen im Text.

Eingegangen am 18. Dezember 1907.

Einleitung.

Wenige Algengattungen haben eine so intensive und andauernde Bearbeitung erfahren wie die Gattung *Haematococcus*. V. FLOTOW, COHN, BRAUN, PERTY, ROSTAFINSKY, HAZEN, BLOCHMANN, um nur die wichtigsten Bearbeiter zu nennen, haben mannigfache Aufklärungen über den Entwicklungsgang dieser Organismen gegeben. Dennoch erschien eine Neubearbeitung in mancher Hinsicht wünschenswert. Einmal ist eine ganze Reihe allgemeiner anatomischer Einzelheiten strittig, wie das Vorhandensein contractiler Vacuolen, die Beschaffenheit der Stigmata, der Bau der Chromatophoren. Damit im Zusammenhang steht die Unsicherheit der systematischen Stellung zu den verwandten Formen *Chlamydomonas*, *Chlorogonium*, *Stephanosphaera*, welche teils an entfernten Stellen des Systems ihren Platz gefunden haben und durch neuere Untersuchungen erst zu einander in nähere Beziehung gebracht sind.

Aber auch der Entwicklungsgang, das Auftreten oder Fehlen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung, schienen insoweit eine Neubearbeitung zu erforden, als bei *Haematococcus pluvialis* Kopulationsstadien, die BLOCHMANN für *H. Bütschlii* festgestellt hat, nicht aufzufinden sind. In der Bezeichnung der einzelnen Entwicklungsstadien herrscht ausserdem eine solche Verwirrung, dass es manchmal schwer zu sagen ist, welche Stadien eigentlich gemeint sind.

Es galt also hier einheitliche Gesichtspunkte zu finden, die vielleicht auch für andere Algengruppen mit ähnlichen mannigfaltigen Entwicklungsformen nicht bedeutungslos sind.

Nicht unwesentlich schien es mir, möglichst alle Entwicklungsformen in beliebiger Reihenfolge in künstlichen Kulturen zu erzielen. So konnten einige Bedingungen des Auftretens dieser oder jener Fortpflanzungsart gefunden werden. Es wurde aber nie ausser Acht gelassen, die künstlich erzielten Formen mit ihrem Entwicklungsgange in der freien Natur zu vergleichen.

Zu Vergleichsstudien waren besonders geeignet die flachen Steinmulden der Felseninseln Norwegens, wo ich während meines zweimaligen Aufenthaltes, August und September 1906/07, stets eine grosse Anzahl *Volvocineen* oft in Reinkultur vorgefunden habe. Die Anpassung dieser Algen an beträchtliche Temperaturschwankungen einerseits, an die schnelle Aufeinanderfolge von Trockenheit und Regen andererseits war für biologische Ermittlungen von grossem Werte. Ein Tümpel trocknete in einem Monat eventuell 3—4 mal aus und füllte sich wieder mit Wasser, wodurch der Entwicklungszyklus einer Art in kurzer Zeit mehrmals kontrolliert werden konnte.

Zunächst wurden zwei Arten in dieser Weise untersucht. Von einer dieser beiden Arten fand sich später noch eine Varietät, sodass nunmehr Gattungs- und Artmerkmale eindeutiger herausgearbeitet werden konnten. Dazu schien es nicht ohne Wert, durch Änderung der Ernährungsbedingungen festzustellen, ob irgend ein Organ der Zelle in Zahl, Lage und Ausbildung usw. wechselte, da man u. a. bereits wusste, dass einpyrenoidige *Chlamydomonas*-Arten sich in gewissen künstlichen Kulturen in mehrpyrenoidige verwandeln konnten, auch der Chlorophyllgehalt oft grossem Wechsel unterliegt.

Dass die morphologischen Gesichtspunkte sich bisher noch wenig einheitlich ergeben haben, ist z. T. auf die ungenügenden Abbildungen von mancher Art zurückzuführen. Sie sind, obendrein oft ungenau, so verschiedenartig ausgefallen, dass Arten nach ihnen nur schwer als Synonyme festzustellen waren, wodurch grosse Verwirrung entstanden ist.[1])

---

1) So hat BÜTSCHLI (Taf. 43 Fig. 9a) STEIN's (Taf. 15 Fig. 58) Figur des *Chlamydococcus fluviatilis* STEIN als *Haematococcus lacustris* GIROD (= *H. pluvialis* Flotow) abgebildet. HAZEN findet BÜTSCHLI's Figur kopiert von HANSGIRG als *Sphaerella lacustris*, von LANCESTER in seinem Artikel „Protozoa in the *Encyclopaedia Brittanica*“ als *H. palustris.* Nach HAZEN stellt indes STEIN's Figur eine *Chlamydomonas* dar, da sie einen roten Augenfleck, eine contractile Vacuole und einen hervortretenden Zellkern zeige; sie habe grosse Ähnlichkeit mit CIENKOWSKI's *Chlamydomonas rostrata.* Letztere hat WILLE später (S. 160) unter den 23 unsicheren *Chlamydomonas*-Arten aufgeführt und ist nach diesem Autor vielleicht eine abnorme Form von *H. pluvialis Flot.* Es wird sich zeigen, welche Angaben der einzelnen Autoren nach meinen Untersuchungen zu vertreten sind.

Trotz der Schwierigkeit in der Identifizierung scheinen doch bei *Haematococcus pluvialis* fast 20 Synonyme sicher gestellt worden zu sein (WILLE 1903).

Da Abbildungen übersichtlicher sind als Beschreibungen, ist auf sie grosse Sorgfalt verwendet und zur besseren Übersicht vorherrschend der Massstab 1 : 1000 gewählt worden.

Die Farben der Organismen sind zwar meist bedeutungslos für die Systematik, immerhin aber bieten sie für das Auge einen bequemen Anhaltspunkt. Sie sind daher möglichst naturgetreu wiedergegeben worden. Der Farbe der Figuren liegt der Eindruck zugrunde, den im hellen Tageslicht ein mit einer Ölimmersionslinse bei fast offener Blende betrachtetes Objekt darbietet. Um vom Tageslichte unabhängig zu sein, wurden die Farbentöne des mikroskopischen Bildes mit Tusche[1]) auf weissem Karton aufgetragen und dann festgestellt, wieviel von jeder Einzelfarbe zur Mischung des Farbentons nötig war.

Ich hatte z. B. gelb (ge), carmin (ca), sepia (se) zur Verfügung und berechnete die Haematochrom-Farbtöne Taf. XV, Fig. 6 wie folgt:

Fig. 6b = 2 ge + 1 ca
„ 6c = 1 ge + 1 ca
„ 6d = 1 ge + 1 ca + 1 se[2])

Wo eine Benennung der Farbe notwendig wurde, ist die Tabelle von GÜNTHER WAGNER's Pelikanfarben benutzt worden.

Es sei mir an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Regierungsrat Professor Dr. KNY zu Berlin und Herrn Professor Dr. WILLE zu Kristiania, für die mannigfache Anregung und Unterstützung bei meiner Arbeit meinen Dank auszusprechen. Ebenso bin ich Herrn Privatdozenten Dr. W. MAGNUS für das meinen Untersuchungen gewidmete Interesse zu grossem Danke verpflichtet.

Allgemeines.

Um den Entwicklungsgang einer *Haematococcus*-Art kurz wiederzugeben, sei *H. Droebakensis*, deren Entwicklung ich am genauesten verfolgt habe, als Beispiel herausgegriffen. Aus einer kugelrunden,

---

2) GÜNTHER WAGNER's unverwaschbare Ausziehtusche.

3) Es stellte sich später heraus, dass völlig haematochromerfüllte Aplanosporen von *H. pluvialis*, wenn sie auf weissem Karton aufgetrocknet waren (Tafel XV, Fig. 6a), dieselben Farbtöne Fig. 6b, 6c, 6d zeigten, je nach Dicke der Aplanosporenhaufen. Diese Beobachtung war für die Praxis der Darstellung nicht ohne Wert.

von einer dicken Hülle umgebenen ruhenden Zelle (Fig. 1a) kommen bei der Keimung ein oder mehrere ovale bewegliche Zellen mit zwei beweglichen Flimmerfäden am vorderen Ende hervor. Diese Zellen wachsen heran (Fig. 1b) und entwickeln eine mehr oder weniger dicke Hülle, durch die sich feine Fäden, die vom Zellleibe ausstrahlen, hindurchziehen können. Diese beweglichen Zellen ver-

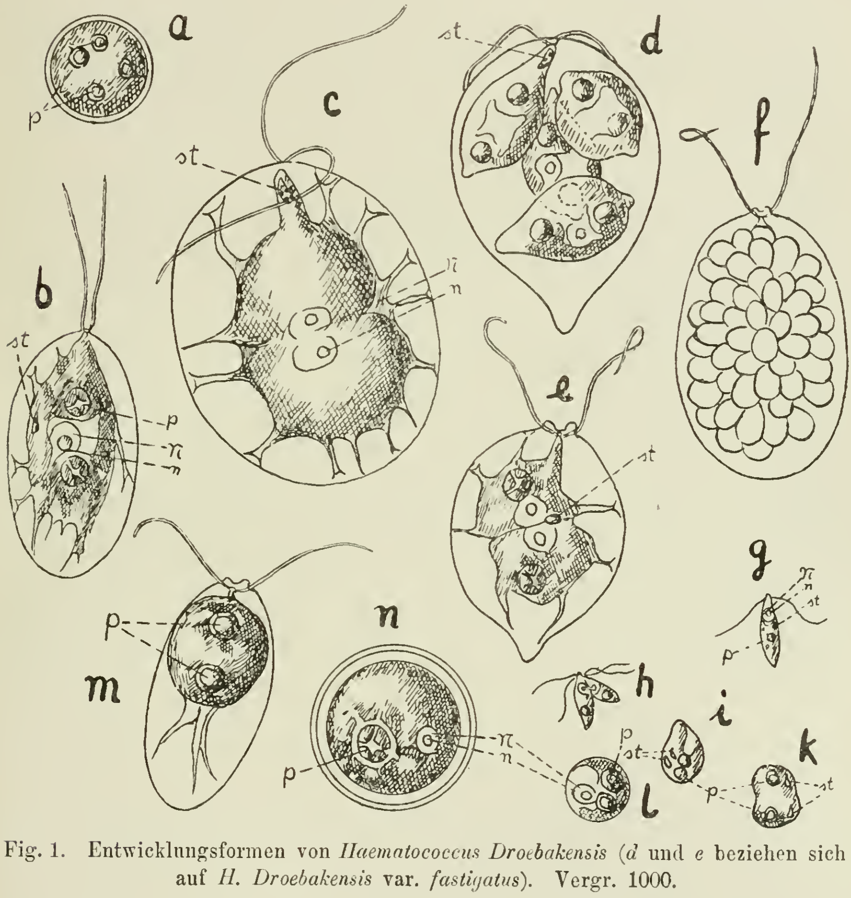


Fig. 1. Entwicklungsformen von *Haematococcus Droebakensis* (*d* und *e* beziehen sich auf *H. Droebakensis* var. *fastigatus*). Vergr. 1000.

mehren sich beliebig oft durch Vier- (Fig. 1d) oder Achtteilung und bringen gleichartige Gebilde hervor. Dieser sog. ungeschlechtlichen Fortpflanzung steht die geschlechtliche gegenüber. Bei letzterer werden anstatt vier oder acht junger Zellen 64, ja bis über 100 in der Mutterzelle, deren Bewegung fortdauert, gebildet (Fig. 1f). Diese winzigen nackten Entwicklungsformen haben annähernd die Gestalt der Mutterzelle (Fig. 1g). Sie verschmelzen zu zweien (Fig. 1h-k) zu einer kugelrunden Zelle (Fig. 1l), die sich bald mit einer Hülle

umgibt, wächst (Fig. 1n) und nach einiger Zeit einer neuen beweglichen Generation das Leben geben kann. Die bewegliche normale Zelle kann auch direkt in den Ruhezustand übergehen, indem sich der Plasmakörper abrundet (Fig. 1m) und in der Mutterhülle mit einer neuen Membran umgibt. Die Mutterhülle verschwindet später. Solche Kugelzellen wachsen und verhalten sich im ganzen wie die vorher beschriebenen ruhenden Zellen.

Bei der wissenschaftlichen Benennung der zahlreichen Entwicklungsformen liegt nun eine Schwierigkeit darin, dass eine grosse Anzahl synonymer Bezeichnungen im Laufe der Zeit in der Literatur Eingang gefunden haben, deren willkürliche Benutzung die Übersicht erschwert:

Die kugelrunde ruhende Zelle (Fig. 1a und n) wird manchmal in der Literatur ohne Rücksicht auf ihre Entstehungsart (geschlechtlich oder ungeschlechtlich) benannt: Zygote (BRAUN, 1852), Cyste (CIENKOWSKI, 1865, FREUND, 1907)[1]). Die normale bewegliche Zelle (Fig. 1b): Schwärmzelle (COHN, 1850), vegetative Primordialzelle, Macrogonidium (HIERONYMUS, 1887, COHN, 1850), Zoospore, vegetative Zelle (verbreitetste Bezeichnung), Megazooid (HAZEN, 1899), Zoogonidia (WEST, 1904). Die Individuen der ungeschlechtlichen Generation (Fig. 1c, d, m): Sporophyt (vgl. OLTMANNS 1905, S. 269), Agamont (HARTMANN, 1903). Die Teilungsprodukte (Fig. 1d) der letzteren: Tochterzoospore (allgemeine Bezeichnung), Zoospore (OLTMANNS, 1904 S. 142), Agamet (HARTMANN, 1903). Das diese Teilungsprodukte enthaltende Organ: Sporangium, Zoosporangium (allgemeine Bezeichnung, WILLE, DANGEARD, WEST), Agametangium (HARTMANN, 1903). Die Individuen der geschlechtlichen Generation (Fig. 1e und f): Gamophyt (vgl. HARTMANN, 1903), Gametophyt (vgl. OLTMANNS, 1905 S. 269), Gamont (HARTMANN, 1903); deren Teilungsprodukte (Fig. 1f, g, h): Gameten (allgemeine Bezeichnung), Microgonidien, Microzoosporen (HIERONYMUS, 1887), Microzoogonidien (SCHMIDLE, 1903), Microzooid (HAZEN, 1899). Das diese Teilungsprodukte enthaltende Organ: Gametosporangium (DANGEARD, 1899) Gametangium (WILLE, 1903, HARTMANN, 1903). Die durch Kopulation entstandene kugelrunde Zelle wird allgemein Zygote genannt (Fig. 1l).

Es schien also ratsam, die in dieser Arbeit gewählten Bezeichnungen vorher zusammenzustellen. Eine ruhende Zelle habe ich Zygote (Fig. 1l und n) genannt, wenn sie durch Verschmelzung

1) Dauerzustände von *H. pluvialis* werden von BRAUN (1851) Zygote, von FREUND (1907) Cyste genannt, trotzdem bisher nur ein Dauerzustand, nämlich die durch Kontraktion des Plasmakörpers entstandene runde Zelle (Aplanospore) bei der Regenalge festgestellt worden ist.

zweier winzigen Geschlechtszellen hervorgegangen ist; Aplanospore (Fig. 1a), wenn sie durch Abrundung des plasmatischen Inhalts (Fig. 1m) aus der normalen beweglichen Zelle entstanden ist. Beginne ich den Entwicklungszyklus mit der Zygote und Aplanospore, so entstehen bei der Keimung aus beiden Ruheformen die normalen beweglichen Zellen, die Zoosporen (Fig. 1b). Diese können sich nun ungeschlechtlich, agamogen vermehren (ungeschlechtliche Vermehrung, Agamogonie). Zoosporen dieser Vermehrungsart nenne ich speziell Agamonten, im Gegensatz zu Gamonten, den Vertretern der geschlechtlichen Generation (Gamogonie). Bei der Agamogonie entwickeln sich im Agametangium des Agamonten wieder Zoosporen, bei der Gamogonie im Gametangium des Gamonten (Fig. 1e) die Gameten (Fig. 1f). Als Produkt der Kopulation (Fig. 1h) zweier Gameten (Fig. 1g) entsteht die Zygote (Fig. 1l). Die beiden Vermehrungsarten fasse ich unter dem Worte Cytogonie, cytogene Propagation d. h. Fortpflanzung durch Propagationscyten zusammen. Ich bin in vieler Hinsicht der von HARTMANN (1903) vorgeschlagenen Bezeichnungsweise gefolgt. Dieser hat, glaube ich, in äusserst glücklicher Weise Entwicklungsformen und Fortpflanzungsweisen treffend benannt. Seine meist kontradiktorischen Benennungen haben den Vorteil, in der niederen Zoologie und Botanik in gleicher Weise verständlich zu sein, auch hat er die in der in- und ausländischen Literatur üblichen möglichst berücksichtigt. Es mag darauf hingewiesen sein, dass bei höheren Kryptogamen seit langem die Benennungen: Sporophyt für die geschlechtslose, Gamophyt für die geschlechtliche Generation existieren. Diese könnten vielleicht mit gleichem Recht auch für die Thallophyten eingeführt werden. Schematisch zusammengestellt haben wir folgende Entwicklungsformen:

Zoospore

Agamont (Sporophyt) — Aplanospore — Gamont (Gamophyt)

Agamogonie { Agamet | Zoospore }

Aplanospore | Zoospore

{ Gamet | Zygote | Zoospore } Gamogonie

I. Die Arten der Gattung Haematococcus.

A. *Haematococcus Droebakensis* WOLLENWEBER (1907). Taf. XII und XIII.

Diese Art fand sich im September 1906 und 1907 auf der Felseninsel Smaa Skaer bei Dröbak (Kristiania Fjord) in den Süsswassermulden des Granitgesteins.

Sie ist nahe verwandt mit *H. Bütschlii* (BLOCHM. 1886), aber weicht doch im einzelnen weit genug ab, um als eigene Art angesehen werden zu müssen[1]).

Die Zoospore von *H. Droebakensis* hat die für die ganze Gattung *H.* typische meist ziemlich ausgedehnte Membran, die mantelartig den Protoplasmakörper umhüllt. Die Membran be-

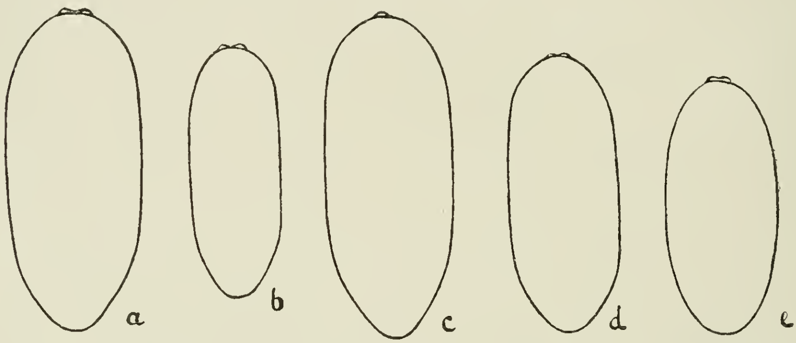


Fig. 2. Verschiedene Zellformen von *H. Droebakensis* (optische Längsschnitte). Vergr. 1000.

stimmt die Grösse der Zoospore; dehnt sie sich in wasserreichen aber nährstoffarmen Medien sehr stark aus, so zieht sie den Protoplasmakörper gewissermassen auseinander. Die Grössenverhältnisse schwanken unter dem Einflusse des Mediums so stark, dass die Durchschnittszoospore in einer etwa $^2/_3$ pCt. Nährsalzlösung 36 μ lang, 23 μ breit, in 0,2 pCt. kuhmisthaltigen (d. h. 0,2 *g* Kuhmist auf 100 *ccm* H_2O) Wasser etwa 50 μ lang wurde.

In letzterem konnten sogar Längen von 70 μ, Breiten von 35 μ, in ersterem (Tabelle I) Längen von 43 μ, Breiten von 37 μ gemessen werden. Im ganzen ändert sich die Länge williger als die Breite.

Die Umrissform der Membran kommt der eines Eies am nächsten und kann einen stumpf- oder gestreckt-ovalen Längsschnitt auf-

1) Da die Unterschiede nur Artbedeutung haben, konnte für den allgemeinen Bau der Zelle an Originalliteratur mit benutzt werden:
BLOCHMANN (1886), HAZEN (1899), SCHMIDLE (1903).

weisen. Ein Blick auf die Figur 2a—e der letzteren Form zeigt deren schwache Neigung, in eine konische Spitze zu enden. Die Spitze ist aber wieder abgerundet. Obwohl dieser eigentümliche Umriss der Membran in nährschwachen Medien einem regelmässigen Oval Platz machen, sich auch besonders bei den Individuen der Cytogonie häufig verlieren kann, bin ich doch geneigt, ihn als typisch zu deuten. Für eine Asymmetrie z. B. einseitige Abplattung, wie bei *Chlamydomonas Ehrenbergi* GOROSCH. (1891) festgestellt ist, sprechen keine Anzeichen bei der zweipyrenoidigen normalen Zoospore. Den vorderen Pol ziert eine Membranwarze (Taf. XIII Fig. 18), deren Gestalt ein Bild veranschaulichen möge: Man denke sich die beiden Geisseln zusammenhängend als einen Draht, der in der Mitte krumm gebogen ist so, dass seine zwei gleichen Schenkel einen beliebigen

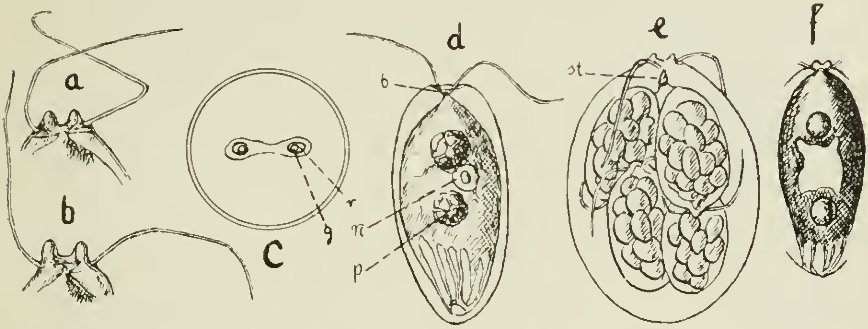


Fig. 3. *H. Droebakensis*. *a—c* Membranwarzen, *a*, *b* Aufriss, *c* Grundriss. Vergr. 2000. *d* Zoospore mit trichterförmiger Einsenkung (*b*) des vorderen Membranpoles nach Behandlung mit Wasser entziehenden Mitteln. *e* Agamont, dessen vier Agameten schon vor dem Ausschwärmen zur Gamogonie geschritten sind. *f* Zoospore im optischen Längsschnitt, mit scharf begrenztem Chromatophor. *d—f* Vergr. 1000.

Winkel miteinander bilden. Über diesen Winkel sei ein Pferdesattel-ähnliches Gebilde gelegt, dessen Längsseiten drahtumschliessend zusammengehalten werden. So wird man Grundriss (Fig. 3c) und Aufriss (Taf. XIII Fig. 18 und Textfig. 3a und b) der Membranwarze sich vorstellen können; Textfigur 3a u. b sind jugendlichen Individuen entlehnt, deren Warze besonders gut ausgebildet sein kann[1]). Die Membran der Zoospore besteht aus zwei Schichten. Eine derbe, etwa $^1/_8$ μ dicke Schicht begrenzt sie nach aussen, ihre Hauptmasse jedoch bildet ein mir unbekannter Stoff, dessen Brechungsexponent von dem des Wassers sehr wenig verschieden ist. Dieser Stoff ist sehr nachgiebig, da beim Verdunsten des Beobachtungstropfens der

1) Die Schattierung lässt die Membransättel übertrieben deutlich hervortreten. In natura erscheinen sie so zart und durchsichtig, dass sie nur bei Beobachtung mit Immersionslinsen und schrägem Lichteinfall etwas deutlicher werden.

Protoplasmakörper explosivartig sich ausdehnt und in die Membran eindringt. Erst die äussere dünne Schicht bietet seinem Vordringen Widerstand, weshalb sie bedeutend fester sein muss. Sie zeigt sich nicht selten schon im nicht fixierten Präparate als eine perlschnurartige Kette, also aus kleinen Körnchen bestehend (Taf. XIII Fig. 18k). Die Gestalt der Körnchen liess sich wegen ihrer Kleinheit nicht unterscheiden, weshalb der Nachweis einer eventuell porenartigen Beschaffenheit dieser äusseren Schicht nicht erbracht werden konnte. Ob diese zwischen letzterer und dem Protoplasmakörper gelegene, oft sehr ausgedehnte Schicht von wässeriger oder sehr dünn gallertartiger Substanz erfüllt ist, liess sich nicht feststellen Die Annahme einer Cellulosebeschaffenheit der Membran ist mir nach allen Versuchen durchaus unwahrscheinlich. Eine dünne Gallerte ist auch nicht ohne weiteres anzunehmen. Eine deutliche Blaufärbung dieser Hauptschicht besonders mit Jod + Schwefelsäure habe ich zwar erhalten, aber es stellte sich heraus, dass zuerst nur der Protoplasmakörper sich blau färbte, dass erst ein leiser Druck auf das Deckglas die Blaufärbung auf die Membran übergehen liess: die durch Jod + Schwefelsäure z. T. gelöste Stärke des Protoplasmakörpers war teilweise in die Membran ausgetreten und hatte diese gefärbt. Der Protoplasmakörper wurde dann wieder durchsichtiger und zeigte das Chlorophyll noch in blassgrüner Farbe. Diese erst nachträgliche Färbung und die Herkunft der Färbung sprechen entschieden gegen das Vorhandensein einer Cellulosemembran. Der äusserst schwache blaugrüne Schimmer, der der äusseren Membranschicht in natura zukommt, blieb nach wie vor unverändert.

Protoplasmakörper.

Die Membran schliesst den gewöhnlich radiär um die Längsachse gelagerten Protoplasmakörper ein. Er ist birnförmig mit mehr oder minder sich verjüngender Spitze. An den Längsseiten liegt ihm die Membran meist dichter an, als am hinteren Pol (Taf. XIII Fig. 11, Taf. XII, Fig. 2, 4, 11), besonders bei jüngeren Individuen, doch ist auch der umgekehrte Fall nicht selten, dass er fast an die äussere Membranschicht heranreicht (Taf. XIII, Fig. 1), seitlich aber sich weiter von ihr entfernt. Von einer typischen Anpassung des Protoplasmakörpers an die äussere Membrangestalt oder umgekehrt ist also keine Rede.

Plasmafortsätze.

Der Protoplasmakörper grenzt sich gegen die dünn konsistente innere Membranschicht durch ein etwa $^1/_3\ \mu$ dickes Häutchen ab.

Von diesem strahlen Plasmafortsätze aus, plasmatische Schläuche, die, sich allmählich verjüngend, in die äussere Membranschicht verlaufen (Taf. XII, Fig. 5). Sie können sich wiederholt verzweigen und bilden vielleicht unter der eben erwähnten Schicht ein äusserst zartes Netz. Ein solches Netz zeigen nämlich Präparate, die mit Congorot oder mit Jod + Schwefelsäure behandelt sind, sehr deutlich. Die Plasmafortsätze strahlten bei Zoosporen der dem Fundort entnommenen Wasserprobe zuerst in 4- bis 6-Zahl am hinteren Pole aus (Taf. XIII Fig. 1), sodass sich damals ein konstantes Artmerkmal vermuten liess.

Die Produkte späterer Kulturen (Taf. XII, 1 a, 2, 5, 6, 7) belehrten mich eines anderen und machten den Rückschluss wahrscheinlich, dass ich vorherrschend Agamonten und Gamontengeneration einer Kultur von mir gehabt hatte; der starke Vermehrungsdrang hatte eine typische Zoospore mit zahlreichen Plasmafortsätzen gar nicht mehr aufkommen lassen. In kräftigen normalen Kulturen wächst der ausgeschwärmte Agamet erst nach zwei bis drei Tagen wieder zur vermehrungsfähigen Zoospore heran, in gewissen Kulturen aber ist er schon früher reif. Später gelang es mir, in einer mit Nährsalzen und Kuhmistwasser angekeimten Kultur eine Epidemie frühreifer Generationen horvorzurufen. Als Kuriosität führe ich den Fall an, dass schon im Agametangium eines Agamonten die Agameten zu Gamonten herangereift und bereits in Gametenteilung begriffen waren (Fig. 3e). Die Gameten (Taf. XII, Fig. 12b u. c) solcher kleinen Gamonten (Taf. XIII, Fig. 20) zeigten die normale Kopulation.

Die Plasmafortsätze lebender und mit OsO_4 getöteter Zoosporen enthalten kleine Körnchen, die je nach dem Lichteinfall heller oder dunkler als die übrige Masse der Fortsätze erscheinen (Taf. XII, Fig. 1 a).

Die sonderbaren Gestaltungen (Fig. 9 und Taf. XII, Fig. 6) der Plasmafortsätze sind vielleicht auf die infolge osmotischer Spannungsdifferenzen anzunehmenden Wirkungen von Druck und Zug zurückzuführen. Wird die Oberflächenspannung sehr klein, werden sie eingezogen. Die Oberflächenspannung beruht auf dem Inhalt der Zelle und der umgebenden Flüssigkeit. Verändert sich die Konzentration des Nährmediums, so wird die Oberflächenspannung auch geändert, wenn sie sonst konstant ist.

Man könnte die Plasmafortsätze mit OLTMANNS als verzweigte Tüpfel ansprechen, falls beim Hineinquellen des Protoplasmakörpers in die Membran solche Kanälchen ausgespart würden. Das starke Wachstum der äusseren Membranschicht, das verhältnismässig geringe Wachstum des Protoplasmakörpers, das Verschwinden der frag-

lichen Gebilde in konzentrierten Nährmedien sprechen aber gegen eine solche Analogie.

Der Protoplasmakörper verjüngt sich nach dem vorderen Pole zu und tritt mit der Membranwarze in Verbindung.. Vielleicht bekommt er seinen Halt durch das stark färbbare, bekannte Körnchen (Taf. XIII, Fig. 18 kn), von dem die beiden Geisseln auszugehen scheinen.

Geisseln.

Die Geisseln, die durch die dütenförmigen Röhrchen des Membransattels hindurchgehen, sind fast überall gleich dick. Ihre Länge ist annnähernd $^2/_3$ des Durchschnittes des grössten und ungefähr dem Durchschnitt des kleinsten Zelldurchmessers gleich (Tab I.). Geissellängen wurden bis 35 μ gemessen.

Chromatophor.

Von besonderer Bedeutung für die Zoospore ist der grüne Chromatophor. Dieser wird in nährarmen Medien so zart, dass BLOCHMANN (1886, S. 4) an diffus verteiltes Chlorophyll denken konnte. SCHMIDLE (1903) schwankte ebenfalls, entschied sich indes für einen netzförmigen Bau des Chromatophors, da letzterer aus vacuoligen Flecken und anastomosierenden Strängen zusammengesetzt sei (vgl. s. Fig. 1 und 3). Vergleicht man meine frühere Figur (1907, Taf. XII, Fig. 11) und die Figuren (Taf. XII, Fig. 4, 7, 9, Taf. XII, Fig. 1) mit vorher genannten Figuren, so sieht man eine weitgehende Ähnlichkeit. Ich muss gestehen, dass ich zu einer anderen Auffassung erst durch Modifikation der Nährlösung und sorgfältige Beobachtungsmethoden (künstliches Licht, Filtrierung desselben, ausschliessliche Anwendung der Ölimmersionslinse) gelangt bin. Ist man mit der Kultur erst ein wenig vertraut, so hat man es in der Hand, einzelne Organe zu kräftigen, so dass deren Struktur deutlicher wird.

Meine vergleichenden Untersuchungen während eines Jahres haben mich zu folgenden Schlüssen über Lagerung, Bau und Struktur des Chromatophors der Zoospore geführt: Die Lagerung der ziemlich dicken Chromatophorenschicht ist eine peripherische; eine Birne, die mehr oder weniger stark ausgehöhlt ist, kennzeichnet seine gewöhnliche Gestalt und räumliche Ausdehnung (Taf. XII, Fig. 1a, 2, 5). Der äusseren Form würden also die vielfach verwendeten Attribute „kelch-, glocken-, scheiben- und becherförmig“ zukommen, besser könnte man von zwei Bechern oder Kelchen reden (Fig. 3f), die im Äquator der Zelle miteinander verschmolzen sind.

Der Chromatophor ist nach innen nicht immer gleich scharf und selten so scharf abgegrenzt wie z. B. bei Fig. 3f, sondern tönt sich häufig nach der Leibeshöhle ab.[1]) SCHMITZ (1882, S. 31) nimmt im Chromatophor der Algen zweierlei Substanzen an, eine farblose Grundsubstanz und die färbende Lösung in derselben. OLTMANNS referiert (1905, S. 115) über die auch ihm mehr zusagende Auffassung von A. MEYER und SCHIMPER, nach der in Hohlräume (Vacuolen) des farblosen Stroma minimale zähflüssige grüne Massen (Grana) eingelagert sind. O. schliesst, die Grana müssten bei den Algen dann so klein und so zahlreich sein, dass sie mit unseren heutigen Hilfsmitteln der mikroskopischen Technik nicht wahrgenommen werden können. Die Entscheidung dieses Punktes kostete mich viel Zeit, da die gewöhnlichen Kulturen nur Individuen von 43 μ (Tab. 1) lieferten.

Erst als mir Riesenzoosporen von 70 μ Maximallänge zu Gebote standen, gab die Beobachtung sicherere Aufschlüsse. Eine wasserreiche (500 *ccm*), nährstoffarme [1 *g* Kuhmist bei 60° sterilisiert[2])] Kulturlösung (also 0,2 pCt.) vergrösserte die gewöhnlichen Zoosporen fast um das doppelte, dagegen war die Vermehrung schwächer; sie erfolgte meist durch Zweiteilung. Der Standort der Kultur war ein mässig belichteter. Diese Riesenindividuen stellen wahrscheinlich alte ausgewachsene Zoosporen dar, deren Vermehrungsdrang durch die mühsame Ernährungsweise herabgesetzt worden ist. Sie sind aber typisch gebaut (ringsum Plasmafortsätze, Stigma bis $5^1/_2$ μ l, Chromatophor von grüner Farbe), nur erscheinen die Elemente ihres Chromatophors grösser und mehr gelockert. Ich kann daher an ihnen besser untersuchen, was ich über den typischen Chromatophor wissen will.[3])

Zur Veranschaulichung des Chromatophors stelle man sich ein Mikrozellenwerk vor, jede Mikrozelle als ein Gerüst von grünen Röhren. Diese Röhren enthalten häufig äussert winzige Körner,

---

1) Die schärfste Scheidung zwischen Chromatophor und Leibeshöhle zeigten Individuen (Fig. 10) aus einer im Mai 1907 einschlagenden Reagensglaskultur, deren Nährmedium ausser den Salzen der KNOP'schen Lösung vor allem noch Saccharose und Asparagin enthielt. Eine solche Nährlösung mit organischen Substanzen, liess sich nie ganz frisch verwenden.

2) In Regenwasser aufgelöster Kuhmist, zu einem dünnen Brei verrührt, wurde auf Fliesspapier aufgetrocknet. Dies geschieht vielleicht am besten in einem Filtriertrichter, indem durch langsames Filtrieren des Breiwassers die feineren, festen Bestandteile an dem rauhen Papier teilweise haften bleiben, die gröberen nach unten sinken. Dieses Nährfliesspapier sättigt, stückweise dem Kulturwasser zugefügt, dieses allmählich mit den Nährsubstanzen.

3) Die Kultur hielt sich sechs Wochen auf gleicher Höhe, so dass Befürchtungen, man habe es mit einer anormalen oder degenerierten Kultur zu tun gehabt, keinen Boden finden konnten.

deren Maximalgrösse auf $^1/_3\ \mu$ geschätzt wurde; letztere liegen nicht dicht nebeneinander, sondern lassen einen Raum von etwa $^1/_3\ \mu$ zwischen sich.[1])

Diese Körnchen sehen bei wechselndem Lichteinfall bald heller, bald dunkler grün aus. Nun fragt es sich, ob wir es hier mit Chlorophyll-Grana zu tun haben oder mit Stärkekörnchen oder anderen Einlagerungen des grünen Röhrengerüstes. Denn dass sie grün erscheinen in grünen Röhren ist klar, aber kein Beweis für ihre Eigenfarbe. Die Jodbehandlung liess sie indes unverändert; beim Zerdrücken der lebenden Zoospore zeigten sich ferner grüne Tröpfchen, aber es blieben zu viele jener Körner in den grünen Röhren, um sie für das Auftreten der Tröpfchen verantwortlich zu machen. Die Entscheidung wird dadurch noch schwieriger, dass Chlorophyllkörper bzw. -tropfen in normalen Zoosporen überhaupt immer auftreten, besonders in der äusseren Chromatophorenschicht, teils der letzteren aufliegend oder in den Maschen des grünen Gerüstes. Treten sie sehr zahlreich auf, so tritt das grüne Gerüst nur noch schwach hervor.

Bekanntlich ist das Vorkommen von Chlorophyllkörnchen von MIGULA (1890) für *Gonium*, *Volvox*, *Pandorina Eudorina* und *H. pluvialis* bereits festgestellt worden. MIGULA vermutete damals schon, dass sie verbreiteter sein könnten, als man bei den niederen Algen erwartete. Beim Blick auf den Chromatophor stösst man nicht selten auch auf winzige Stärkekörner von länglicher oder rundlicher Gestalt, doch ist mir ihre Lage nicht ganz klar. Liegen sie in den Mikrozellen, den grünen Röhrchen an oder in den grünen Röhrchen selbst, aus dem sie eventuell wie ein Exkret herausquellen? Die Entscheidung ist subtil, doch werden bei Durchnahme der Aplanosporen von *H. pluvialis* noch einige Erörterungen angeknüpft werden. Der optische Querschnitt und die Oberflächenansicht des grünen Gerüstes ergaben ein grünes Flächennetz aus unregelmässigen Figuren, verschobenen 3, 4, 5-Ecken. Dieses Netz ist enger in Kulturen bei hellem Lichte, weiter in solchen bei gedämpftem Lichte. Die Aufrollung der Frage nach dem Sitz des Chlorophylls ist nicht gleichgültig, da BREDOW (1891) S. 402 und 412 findet, dass das Grundgerüst der Chlorophyllkörper von Phanerogamen Schwammstruktur zeigt und in den Maschen des Schwammes vornehmlich der grüne Farbstoff liegt. Ob auch die Balken des Schwammgerüstes Farbstoff führen oder von dem durchscheinenden Farbstoff gefärbt erscheinen, konnte er auch nicht ermitteln; er kann aber den An-

---

1) Grössen unter 1,4 μ (Wert eines Mikrometer-Teilstrichs bei Benutzung von Ölimmersion $^1/_{16}$, Ocular III und Tubuslänge 145 *mm*) konnten nur schätzungsweise ermittelt werden.

gaben SCHMITZ's, der das für Algen und einige Phanerogamen behauptet, nicht beistimmen. Er hat nie beobachtet, dass gefärbte Fibrillen einen farblosen Hohlraum durchsetzen. Ich fand indes vorherrschend die Röhren (= Fibrillen) des Gerüstes grün, konnte aber auch häufig grüne Körnchen in den Maschen des Gerüstes, sogar ausserhalb, gelegentlich auch in den Plasmafortsätzen beobachten.

Die besprochenen grünen Röhren und Körner des Chromatophors dringen meist noch ein Stück in die Plasmafortsätze ein, so dass diese grün gefärbt erscheinen.

Der Chromatophor ist von Zellplasma durchtränkt. Dieses ist feinkörnig oder, besser gesagt, von hyaliner Grundsubstanz, die dunkle Körnchen unbekannter Natur einschliesst. Das Zellplasma dringt also auch in die besprochenen Fortsätze ein.

Pyrenoide.

In den Betrachtungen über das grüne Baugerüst der Zoospore hat ein wichtiges und überall unter den Algen sehr verbreitetes Organ, das Pyrenoid, noch keinen Platz gefunden.

Es tritt bei *H. Droebakensis* in Zweizahl auf. Betrachten wir die Zoosporenform als Ellipsoid, so bestimmen dessen Brennpunkte die normale Lage (Taf. XII, Fig. 4p, 9p) der Pyrenoide. Ihre Grösse schwankt, bei 7 μ liegt das Maximum ihres Durchmessers, wenn die Hülle (Fig. 11, 12) mitgerechnet und diese als mehr oder weniger modifizierte dickwandige (bis 1 μ) Hohlkugel angesehen wird (Taf. XIII, Fig. 17a, b, c, d). Rings um jedes Pyrenoid erscheint bei kräftig entwickelten Zoosporen der Chromatophor dunkler grün (Taf. XII, Fig. 1a), da sein Röhrengerüst (Taf. XII, Fig. 5, 7) sich hier verdichtet. Ohne Fixierung, Färbung, Mikrotomschneiden ist der Bau dieses Organs bei kräftig entwickelten Zoosporen gut zu erkennen.

Die gewonnenen Eindrücke verstärken sich bei Färbung mit Eosin + Jodjodkalium (ein paar Minuten nach vorheriger Fixierung mit OsO_4 (1 pCt.). Danach zeigt die Oberflächeneinstellung ein Polyedernetz (Fig. 4a, Taf. XIII, Fig. 17b, c), das hell erscheint gegen einen dunkleren Untergrund, der sich mit Jod bläut, also Stärke einschliesst. Wir haben also die Stärkehülle (a) des Pyrenoides vor uns, umschlossen vom Chromatophorengerüst (chl. s) Der optische Querschnitt (Fig. 4b) zeigt rings einen grünen Kranz, dessen Inhalt sich mit Jod bläut, also die Stärkehülle, innen einen rundlichen oder schwachpolyedrischen, scharf konturierten Kern, der mit Eosin sich rötet, im Kerne endlich ein rundliches Binnenkörperchen (Bk),

von dem eine Anzahl feiner Kanälchen (r) radiär ausstrahlt. Die Strahlen scheinen sich fortzusetzen durch die Stärkehülle (c). Die Kanälchen zerlegen den Kern, das eigentliche Pyrenoid, in windmühlenflügelartige Felder, die mir wiederum bei starker Ausbildung des Pyrenoides strahlig schraffiert vorkamen. Das Bild dieses optischen Querschnitts bot sich mir ebenfalls bei Arten der Gattung *Chlamydomonas*[1]). Es ist mir nicht geglückt, die schwebenden Fragen nach Entstehung und Funktion der Pyrenoide der Lösung näher zu bringen. Morphologisch interessiert wohl noch folgendes: Ein gelinder Druck auf das Deckglas genügt, um die Stärkeschale in Hohlkugelstücke zu sersprengen (Taf. XIII, Fig. 16a, d), manchmal

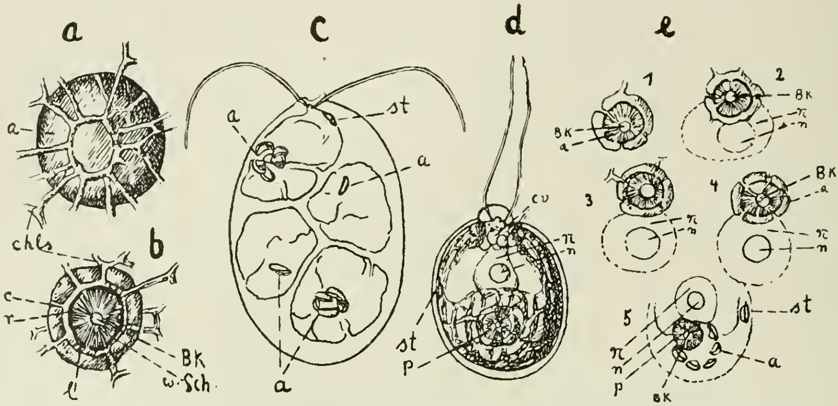


Fig. 4. *a*, *b* Pyrenoide von *H. Droebakensis* (bei Vergr. 1000 gezeichnet, dann dreifach vergrössert). *a* Oberfläche mit Chromatophorgerüst umgeben, *b* optischer Querschnitt. *c* Agamont in Vierteilung, die Teile mit Stücken der Pyrenoidschalen (a). Vergr. 1000. *d*, *e* *Chlamydomonas spec.* Vergr. 1000. *d* Zoospore, *e*, 1—5, Querschnitte von Pyrenoiden.

bleiben die Hüllenteile erhalten und weichen nur aus ihrer konzentrischen Lage (Fig, 17e), oder man sieht bei einem anderen Pyrenoid nur den oberen Pol der Hülle eingedrückt (Fig. 17f), durch deren Splitterrisse das Binnenkörperchen hindurchschimmert. Von sogenannten Stärkestäbchen, welche nach Blochmann (1886) das Pyrenoid von *H. Bütschlii* netzartig umhüllen sollen (l. c. S. 5), gab das Pyrenoid von *H. Droebakensis* nie die leiseste Andeutung. Stab-

1) Über den Entwicklungsgang nebenstehender neuer Chlamydomonasart (Fig. 4d und e) werde ich in einer späteren Mitteilung zu sprechen haben. Aus den Figuren 4d (Zoospore) und 4e 1—5, welche optische Querschnitte mit Pyrenoid und Kern darstellen, geht die Ähnlichkeit der Pyrenoide dieser Art mit denen von *H. Droebakensis* hervor. In Fig. 4und 5 ist durch Druck die Stärkehülle (a) abgeplatzt und das Pyrenoid mit Binnenkörperchen und den Pyrenoidkanälchen frei geworden.

artig sieht der Querschnitt der durchbrochenen Stärkehülle aus, dagegen gehören die stabartigen Gebilde auf der Oberfläche (Fig. 4 a, chl. s.) dem Chromatophorengerüst an; die inneren radiär ausstrahlenden Pyrenoidkanälchen, Gebilde, die dem optischen Querschnitt ein den BLOCHMANN'schen Figuren ähnliches Aussehen geben (Taf. XIII, Fig. 1 und 11), erschienen mit Eosin rot wie das ganze Pyrenoid, aber nie mit Jod blau. Endlich fand ich in zwei Agameten eines Agametangiums (Fig. 4c) stabartige Gebilde, die sich aber bei genauerer Betrachtung auch als Hohlkugelstücke entpuppten, als Reste der Hüllen der Mutterpyrenoide. Ein Stäbchen (a) war bei der Teilung in einen Nachbarteil geraten. Es war mir daher unmöglich, die BLOCHMANN'schen Stäbchen zu entdecken.

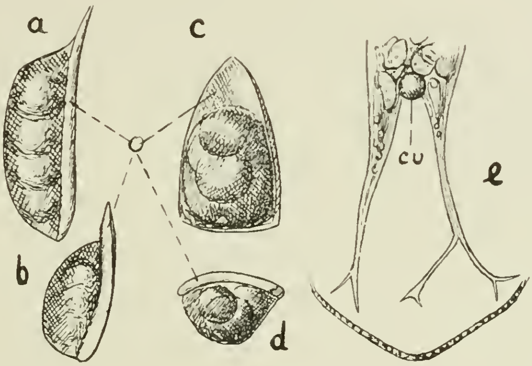


Fig. 5. *H. Droebakensis.* *a—d* Stigmata (bei Vergr. 1000 gezeichnet, dann 10fach vergrössert). *a*, *b* Seitenansicht, *c* von unten gesehen, *d* optischer Querschnitt. *e* eine contractile Vacuole (c v) zwischen zwei Plasmafortsätzen, *o* Oberfläche. Vergr. 2000.

Stigma.

Im Zusammenhange mit dem Chromatophor sind noch das Stigma und die contractilen Vacuolen zu besprechen. Über das Stigma, das unter der Hüllschicht des Protoplasmakörpers liegt, und meist nur wenig vor dem Äquator der Zelle seinen Platz hat, kann ich mich unter Bezugnahme auf meine frühere Mitteilung (1907) kürzer fassen. Seine Länge gab ich etwa 2 μ an, später habe ich bei den besprochenen Riesenzoosporen Längen von $5\,{}^1/_2\,\mu$, Breiten von 3 μ nachweisen können. Seine Form konnte ich an ihnen ebenfalls genau ermitteln. Von der Seite gesehen (Fig. 5 a, b) gleicht das Stigma einer Hutform, dessen mehr oder weniger halbkugeliger Kopf intensiv orangerot ist. Mehrere Farbkörnchen sind in die Grundsubstanz eingebettet. Das Stigma zeigt nicht selten von der Seite eine Kerbung der Innenlinie (Taf. XIII, Fig. 21a, c) die entweder-

eine Art von Fortsetzung nach dem Zellinnern vermuten lässt (besonders wenn die Kerbung strahlig auszulaufen scheint) oder durch starke Ausbildung der Farbkörnchen hervorgerufen ist. Im Einklang damit steht das, was ich (1907, S. 320) von Zapfen gesagt habe. Die Oberfläche des Stigmas stellt eine dünne durchsichtige Scheibe von der Gestalt eines sphärischen Dreiecks dar, durch die die Farbkörnchen gelegentlich hindurchschimmern (Taf. XIII, Fig. 21b, Fig. 5a—d). Fig. 14c stellt den Querschnitt des Stigmas dar. Die Scheibe der Oberfläche (o) überragt manchmal den halbkugeligen Teil ein wenig, wie aus der Seitenansicht (Fig. 5a, b) hervorgeht. Ein ganz ähnliches Stigma habe ich kürzlich bei *Pandorina morum* feststellen können, als ich mich von den interessanten Angaben SCHERFFEL's (1907) überzeugte, nach denen die Stigmata des einen Poles — es ist der vordere, wie ich bemerkt habe — sehr gross und deutlich, die in der Zone zwischen den Polen gelegenen dagegen klein sind, während Stigmata am hinteren Pole überhaupt fehlen. Zum Schluss will ich der Vermutung Ausdruck geben, dass vielleicht der gefärbte halbkugelige Kopf des Augenflecks von *H. Droebakensis* mit dem von STRASBURGER entdeckten Linsenkörper, der allerdings farblos sein soll, in Beziehung zu bringen wäre, da die jungen Stigmata und auch die der Dunkelkulturen den Kopf noch wenig oder gar nicht gefärbt zeigen. Zu einer definitiven Entscheidung darüber reichen meine Beobachtungen nicht aus.

Contractile Vacuolen.

Die empfindlichsten Organe des *H.*-Organismus sind die contractilen Vacuolen. Diese winzigen Bläschen sind nur schwer erkennbar.[1]) Die contractilen Vacuolen liegen rings über die ganze Oberfläche des Chromatophors unregelmässig verteilt und sind bis 60 Stück geschätzt worden (Taf. XII, Fig. 1b, 2). Das einzige Gebiet,

1) Zur Herstellung des Präparates für die Feststellung der Pulsfrequenz sind einige Kautelen notwendig: Peinliche Sauberkeit des Objektträgers und des Deckgläschens (Reinigung mit Alkohol, Wasser), vorherige Benetzung mit Kulturwasser und nochmaliges Abtupfen mit reinem Leinen. Die Quantität des auf den Objektträger aufgetragenen Tropfens mit Zoosporen muss dann so genau ausprobiert werden, dass wenigstens ein Teil derselben weder gedrückt wird, noch Bewegungsfreiheit behält. Ein solches Präparat kann einen ganzen Tag der Untersuchung dienen und es lassen sich sogar alle Teilungsstadien (s. Gamogonie von *H. Droebakensis var. fastigatus*) nacheinander von einem Individuum studieren und zeichnen. Für gewöhnliche Lebendbeobachtung kann man auch ein Agarstück (1 pCt. Agar in Wasser gelöst), verwenden, das, unter dem Deckglase breitgedrückt, hier und da die Zoosporen einkerkert, so dass sie im Bereich der Immersionslinse bleiben.

wo seltener eine pulsierende Vacuole zu finden ist, scheint die sich vorn verjüngende Spitze der Chromatophorenbirne zu sein, wie auch aus den Figuren ersichtlich ist. Gerade dieses hier vacuolenfreiere Gebiet der Plasmawarze ist bei *Chlamydomonas*, *Chloromonas*, *Carteria*, *Gonium*, *Brachiomonas*, *Pandorina* usw., kurz bei den meisten *Volvocineen* immer der Sitz der contractilen Vacuolen. Nur von *Chlorogonium* ist das Vorhandensein mehrerer contractiler Vacuolen an beliebigen Stellen des Protoplasmakörpers bereits bekannt. Über *H. Bütschlii* schreibt BLOCHMANN (1886 S. 4): „ferner liegen im Vorderkörper, wo sich derselbe zu der schnabelförmigen Spitze zu verschmälern beginnt, 2—3 contractile Vacuolen (Fig. 1cv)". SCHMIDLE (1903) bestreitet das wohl mit Recht: „Viele Autoren — mit Bezug auf *H. pluvialis* und *H. Bütschlii* — „geben an, dass unterhalb des Schnabels zwei contractile Vacuolen vorhanden sind, ich habe solche trotz wiederholten Suchens nicht sicher finden können". Der Grund, weshalb sie solange verborgen blieben, ist wahrscheinlich der, dass meist fixiertes Material der Beobachtung diente, da der Chromatophor leicht zerfliesst. Selbst das beste Fixierungsmittel für *Haematococcus*, OsO_4, kann die contractilen Vacuolen nicht fixieren.

Während der Plasmaschnabel nur selten contractile Vacuolen führt, sind die Gebiete der Plasmafortsätze, also das zweite und letzte Drittel des Protoplasmakörpers mit ihnen reich besetzt. Sie liegen oft den Fortsätzen genähert (Fig. 5e). Treten sie aus einer Mikrozelle des Chromatophors bei der Diastole heraus, so erscheinen sie dann oft als Perlen, welche über die Haut des Protoplasmakörpers hervorragen. Die contractilen Vacuolen können in Diastole 1,8 μ Durchmesser annehmen, in jeder Kultur wird eventuell eine andere Grösse des Diastolenmaximums erzielt. Aber es ist durchaus nicht gesagt, dass grosse Individuen mehr und grössere, kleine dagegen weniger und winzigere contractile Vacuolen haben müssen. Zahl und Grösse schwanken anscheinend ohne Gesetzmässigkeit. Die einzelnen contractilen Vacuolen einer Zoospore haben zu gleicher Zeit fast die gleiche Pulszahl[1]), wie aus folgender Messung hervorgeht: (Wetter trübe, Zimmertemperatur von 17—20° ansteigend, Zimmer Südseite, Messungszeit 11—2 Uhr mit verschiedenen Pausen, beliebig viele Vacuolen derselben Zoospore gemessen, Pulszahl-Sekunden nach der Reihe aufgezeichnet) $42^1/_2$, 41, $44^1/_2$, 42, 46, 40, 40, 41, 36, 38, 31, 34, 36, 34, 36, 35, 34, 35, 34, 34, 33, 32, 32, 31, 30, 31, 30, 32, 33, 32, 31, 31, 31, 29, 29, 31, 32, 31, 31, 31, 31, 30, 31, 33, 34, 30, 30, 32, 32, 30, 30, 31, 32, $30^1/_2$, $30^1/_2$, $30^1/_2$, $30^1/_2$.

1) Unter Pulszahl ist die Anzahl Sekunden zu verstehen, welche von Systole zu Systole verstreicht.

Es erhellt aus der abnehmenden Zahlenreihe eine langsam zu nehmende Vacuolentätigkeit der Zelle mit ansteigender Temperatur aus den kleinen periodischen Unregelmässigkeiten eine wenig verschiedene Pulszahl der einzelnen contractilen Vacuolen einer Zelle.

Über die physiologische Bedeutung der contractilen Vacuolen wird erst eine Reihe von Spezialuntersuchungen näheren Aufschluss geben können. Wie schwer die Entscheidung bis jetzt noch ist, ersieht man aus den Arbeiten von DEGEN (1905) und KANITZ (1907) S. 15 u. S. 24[1]). KANITZ bewertet die Wirkung des osmotischen Druckes, Oberflächenspannung usw. gering gegen die der Temperatur und stellt sich damit in Gegensatz zu der DEGENschen in der Hauptsache osmotischen Theorie. Es ist nicht unmöglich, mit *Haematococcus* der physiologischen Bedeutung der contractilen Vacuolen in absehbarer Zeit näher zu treten.

Vacuolen.

Im Innern des Chromatophorengehäuses stösst das Auge gewöhnlich auf mehrere kleine und grosse Leibesvacuolen, die um den Zellkern herumliegen. Ihre allgemeine Grösse ist etwa 2—6 μ (Taf. XII, Fig. 3a, 3b, Fig. 6, 7, 9, Taf. XIII, Fig. 16b—e) und ist in der einzelnen Zelle sehr wechselnd. Je näher der Peripherie, desto mehr kleinere Vacuolen tauchen zwischen den grösseren auf. Manchmal dringen die Vacuolen in den Chromatophor ein, so dass er in der Oberflächenansicht netzartig erscheint. Letzteres hat SCHMIDLE (1903) bei *H. Bütschlii* bereits gesehen und sich daher für die Netzform des Chromatophors ausgesprochen. Man kann aber im allgemeinen nur von der Form einer dickwandigen Birne und nur in bezug auf die Oberflächenansicht des Röhrengerüstes von einem feinen Netze sprechen, während der durch die Vacuolenanordnung erreichte häufig wahrnehmbare netzartige Eindruck nur ein scheinbarer ist.

Der Inhalt der Vacuolen ist mir unbekannt. Ob eine Beziehung zu den contractilen Vacuolen vorliegt, kann ich nicht entscheiden. Die Zwischenräume der Leibesvacuolen sind von dem erwähnten Körnerplasma (Trophoplasma, Nährplasma) erfüllt, abgesehen von dem Raume, den der Zellkern einnimmt. Aus der lückenausfüllenden Lagerung des Trophoplasmas ergibt sich im optischen Querschnitt

1) S. 15: „Ohne den zahlreichen Erklärungsversuchen der pulsierenden Vacuolen eine neue hinzufügen zu wollen, geht meines Erachtens . . . hervor, dass die pulsierende Vacuole mit chemischen Vorgängen im Infusorienorganismus auf das engste verknüpft ist.“ S. 24: „Auf die Frage: in wieweit kommt die eben dargelegte Abhängigkeit von der Temperatur bei biologischen Vorgängen zur Geltung?, möchte ich vorläufig keine umfassende Antwort geben.“

ein vom Nucleus ausstrahlender Fadenstern. Die Fäden verlaufen unmerklich durch den Chromatophor in die Peripherie der Zelle. Sie scheinen auch einen dünnen Strang vom Zellkern zu der Membranwarze zu senden. Durch einen feinen hellen Kanal in der Mitte des Stranges, der besonders bei grossen Zoosporen deutlich zu sehen ist, wird anscheinend zwischen Geissel und Zellkern eine Verbindung hergestellt. Der Begriff Strang ist also weiter zu fassen; es handelt sich um das modellierende Nährplasma, das den Verbindungsfaden begrenzt.

Die Lage des Kernes ist selten centrisch. Konnten schon bei den Pyrenoiden gelegentlich Abweichungen von ihrer normalen Brennpunktslage vorkommen,[1]) so scheint die excentrische Lage des Zellkerns die Regel zu sein. Selten liegt er in der Längsachse mitten zwischen den beiden Pyrenoiden; meist weicht er vom Centrum der Äquatorialebene etwas ab. Der mehr oder weniger kugelige Zellkern der Zoospore kann 6 μ Durchmesser erreichen. Diese Grösse liess BLOCHMANN schon vermuten, dass sie das Studium der feineren Vorgänge bei der Teilung sehr erleichtern würde.[2]) Im Mittelpunkt des Zellkerns der Zoospore (Taf. XIII, Fig. 22, 23) liegt der bis 2 μ Durchmesser erreichende Kernkörper, der Nucleolus, der nach OLTMANNS aber wahrscheinlich nicht mit dem gleichnamigen Gebilde bei höheren Pflanzen zu verwechseln, also ein Pseudonucleolus sein dürfte (1905, S. 90). Ich will ihn weiterhin Nucleolus nennen, da sich der Name eingebürgert hat und seine Veränderungen bei der Teilung mir dunkel geblieben sind. In jeder Zelle ist ausser während der Teilung nur ein Nucleolus wahrzunehmen.

Nachdem sich so das Bild der einzelnen Organe ergeben hat, sei an Hand von zwei Figurenserien noch ein kurzer Rückblick gegeben. Taf. XIII, Fig. 16, umfasst fünf optische Schnitte[3]) desselben

1) Die Abweichungen können in der Längsachse (Taf. XII, Fig. 5) oder ausserhalb derselben in den Zellraum (Taf. XIII, Fig. 16b–d) erfolgen. Es ist noch die Frage dabei, ob diese Pyrenoide durch Teilung allein oder auch durch Neubildung sich vermehren.

2) Infolge zeitraubender Kulturversuche habe ich nur die äussere Morphologie und den Entwicklungsgang aufklären können. An Versuchen, in die inneren Verhältnisse mit Hilfe der Färbetechnik einzudringen, liess ich es zwar nicht ganz fehlen, doch stellte sich die Empfindlichkeit der Zelle, die vielleicht nur durch ein ausgesucht mühsames Fixierungs- und Färbeverfahren überwunden werden kann, als Haupthindernis entgegen. Auch bei der verwandten neuen Gattung *Dunaliella* gelang es (vgl. CLARA HAMBURGER, 1905, und TEODORESCO, 1906) nicht, hierin weiter zu kommen.

3) Diese sind immer als mehr oder weniger dicke Schicht gezeichnet, da sich bei jeder Einstellung die näheren oberen und unteren Schnittgebiete der Zelle dem Auge darbieten.

Objekts, die bei den verschiedenen Einstellungen successive gezeichnet sind. Fig. 16a stellt im Innern der Membran die Oberfläche des Protoplasmakörpers dar mit contractilen Vacuolen, die unterhalb der ihn umziehenden körnerplasmatischen Substanz (T) im Chromatophor peripherisch eingebettet liegen. Darunter hervor schimmert ein Pyrenoid (p) mit hervorsprossendem Tochterpyrenoide (tp). In Fig. 16b erscheinen die ersten Vacuolen (v) als Kreise zwischen T, während sich zu dem Tochterpyrenoide ein zweites gesellt hat. Beide sind umgeben von dichteren Partien des Chromatophors (ch). Fig. 16c zeigt schon einen Teil der Geisseln mit der Membranwarze,[1]) neue Vacuolen tauchen im Chromatophor auf, auch ein zweites Pyrenoid, während das alte im Verschwinden begriffen ist. Ein gemeinsamer Umriss von Mutter- und Tochterpyrenoid deutet noch die unvollendete Teilung an. Zwei Plasmafortsätze strahlen nach unten vom Protoplasmakörper aus. In Fig. 16d ist die Stärkehülle des neuen Pyrenoides deutlicher, daneben Nucleus (N) und Nucleolus (n); die Stelle des ersten Pyrenoids deutet nur noch ein dunkler Fleck an, die Geisseln sind noch sichtbar, die Plasmafortsätze gehen mit feinen Verzweigungen in die äussere Membranschicht über. In Fig. 16e zieht sich das Chromatophornetz wieder enger zusammen, die Vacuolen werden zahlreicher und kleiner, zwei weitere Plasmafortsätze sind zu sehen. Die nächste Figur würde Fig. 16a wieder entsprechen, ist aber auch mit allen Mitteln der Lichtdifferenzierung und Einstellung nicht in gleicher Schärfe zu erhalten.

Nach dieser Erläuterung werden auch die Figuren Taf. XII, Fig. 3 a—c ohne weiteres verständlich sein. Sie stellen optische Schnitte einer jugendlichen Zoospore dar mit wenigen contractilen Vacuolen auf der Oberfläche (Fig. 3a) und mehreren ziemlich grossen Vacuolen (Fig. 3b) im Innern. 2 Pyrenoiden (im Medianschnitt) im Chromatophor und dem Kerne in der Leibeshöhle (Fig. 3c). Die äussere Membranschicht dieser Zoospore hat sich noch nicht weit abgehoben, dagegen ist deren Warze gut entwickelt.

Cytogonie.

Die Vermehrung geschieht agamogen und gamogen. Selten aber findet sich ein scheinbar so buntes Gemisch von Willkür und Regelmässigkeit in dem Zeitpunkt beider Vermehrungsarten. In einer guten Kultur trifft man zu jeder Tageszeit alle möglichen cytogenen Stadien. Es finden sich bald vorwiegend Gamonten, bald

1) Zoospore liegt also nicht horizontal.

Agamonten oder auch zeitweise nur Zoosporen. Wertvolle Fingerzeige hat KLEBS über die Ursachen dieser verschiedenen Entwicklungserscheinungen gegeben; er hat aber auch die Schwierigkeit hervorgehoben, zur Zeit die Dinge ganz zu klären. Der Teilungsmodus gleicht dem von *H. Bütschlii.* Der Vorgang ist folgender: Das Stigma wandert nach dem vorderen Pole der Zelle und bleibt dort haften, während der Protoplasmakörper sich etwas zusammenballt und nur noch durch einen dünnen Faden mit der Geisselbasis verbunden bleibt. Die Plasmafortsätze verringern sich oder werden völlig eingezogen. Dann tritt die erste Teilungsebene auf, die mehr oder weniger zur Längsachse geneigt ist (Taf. XIII, Fig. 2)[1]). Möglich ist es, dass bei *H. Droebakensis* auch erst wie bei *Chlamydomonas* (vgl. DILL 1895) eine Längsteilung angelegt ist, die aber durch Verschiebungen im Protoplasmakörper als modifizierte Längsteilung in die Erscheinung tritt. Damit steht dann eventuell auch die Stigmenwanderung im Zusammenhang.

Die zweite Teilungsebene steht mehr oder weniger senkrecht zur ersten. Für eine modifizierte Längsteilung sprechen übrigens die anormalen Gebilde (Taf. XII, Fig. 10, Taf. XIII, Fig. 13). In Fig. 10 ist jedenfalls die Drehung des Chromatophors verhindert, und dadurch nicht die zur Teilung günstige Bedingung geschaffen. Solche Doppelgebilde können noch einige Entwicklung zeigen, z. B. sehen wir manchmal zwei Stigmata (Fig. 13). Fig. 6a ist als Folgestadium von Taf. XII, Fig. 10, zu denken. Solche Gebilde können auch in der Hülle als Tochterzwillinge auftreten, wie BLOCHMANN's Fig. 10 zeigte, deren Entstehung indes ebenso wie obige hergeleitet werden dürfte. Bevor der Zerfall in Agameten stattfindet, können die zwei Haupthälften sich verdrehen und geben dann ganz verschiedenartige Bilder (Taf. XIII, Fig. 6). Die Pyrenoide verhalten sich verschieden bei der Teilung. Sie teilen sich entweder schon in der Zoospore (Fig. 6d) oder erst in Agamonten. Ebenso häufig unterbleibt die Vermehrung der Pyrenoide ganz, und mancher junge Agamet erscheint ohne Pyrenoid. Dann müsste also Neubildung eintreten. Neubildung ist aber nie direkt beobachtet und bedarf also noch der Sicherstellung. Die alten Pyrenoidhüllen verschwinden bei der Teilung nicht, sondern sind noch im Agameten sicher nachzuweisen.

Während die Neubildung der Pyrenoide noch unsicher ist, muss die des Stigmas für erwiesen gelten. Einer von vier Agameten be-

1) Die Schnittlinie von Teilungs- und optischer Medianebene kann natürlich in die Äquatorialebene fallen und also im Bilde senkrecht zur Längsachse der Zelle erscheinen (vgl. meine Fig. 1907, Taf. XI, Fig. 12). Die zweite steht mehr oder weniger senkrecht zur ersten (Taf. XIII, Fig. 5).

hält stets das alte Stigma am negativen Pole und bildet ein neues. Mit dem alten trägt er sich zeitlebens herum, so dass es nicht selten bei erneuter Agamogonie noch erhalten ist (Fig. 6b), nachdem schon das neugebildete wieder oben an der Geisselbasis seinen Platz hat. Zählungen der Individuen mit zwei Stigmen ergaben 25 pCt. in den verschiedenen Kulturen. Die Beweglichkeit ist natürlich eine erheblich geringere, und deswegen werden sie in der Natur wohl meist die Beute von Infusorien. In der Natur ist der Prozentsatz solcher Zoosporen mit zwei Stigmen bedeutend geringer. Der in Fig. 6b abgebildete Agamont ist gleich nach der Entnahme der Probe (September 1907) gefunden und zeigt einerseits, dass seine Vermehrungsfähigkeit trotz der zwei Stigmen nicht gelitten hat,

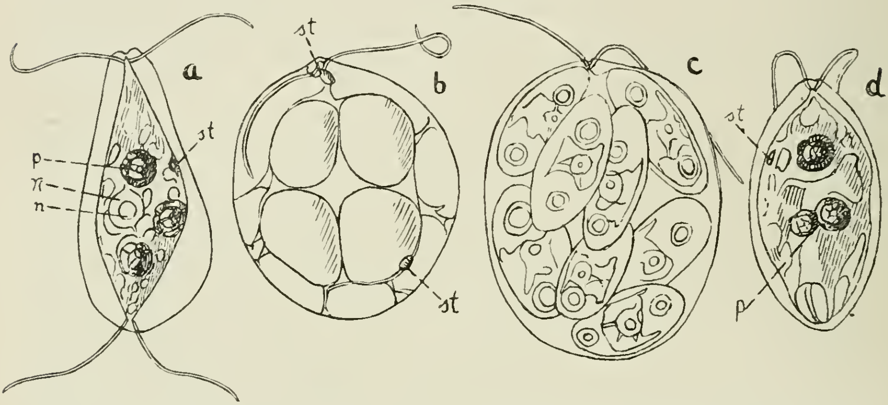


Fig. 6. *H. Droebakensis.* Vergr. 1000. *a* Unvollkommene Teilung, Zwillingsform. *b* Agamont mit zwei alten Augenflecken (st). *c* Agamogene Achtteilung. *d* Zoospore mit Pyrenoidteilung.

andererseits, dass das Verschwinden des alten Stigmas mit grosser Schwierigkeit verbunden sein wird. Die Individuen mit zwei Stigmen neigen wohl mehr zur Gamogonie, sonst müsste, nach Fig. 6b zu urteilen, der Prozentsatz von Zoosporen mit zwei Augenflecken in infusorienfreien Kulturen allmählich grösser werden. Die Agamogonie schliesst in nährarmen Medien schon oft mit der Zweiteilung ab (Taf. XIII, Fig. 4). Bei reichlicher Nahrung dagegen ist die Vierteilung die Regel und diese also als normale Teilung anzusprechen (Taf. XII und XIII, Fig. 8). Auch Achtteilung ist häufig genug in kräftiger Nährlösung, besonders in den ersten Wochen der Vermehrung, wo die Kultur noch schwach bevölkert ist, aber die Bedingungen zu einer schnellen Ausbreitung besonders günstig sind (Taf. XIII, Fig. 9, und Textfig. 6c). Die Zeit vom Beginn der Teilung bis zur völligen Ausbildung der Agameten kann 5—6 Stunden dauern. Setzte die Agamogonie gegen Mittag ein, so waren die

Agameten zwischen 7 und 9 Uhr in der Hülle schon getrennt. Das Ausschwärmen der Agameten fand entweder abends statt oder erst am frühen Morgen. Auch die Agameten von *H. Bütschlii* schwärmen nach BLOCHMANN (allerdings vorzugsweise) morgens aus.

Ich erwähne noch besonders, dass eine Pyrenoidvermehrung vor der Teilung nicht die Regel ist. Die Häufung von Pyrenoiden findet aber unabhängig von der Teilung sehr häufig statt, besonders in stark konzentrierten Nährlösungen (KNOP) (Taf. XIII, Fig. 4).

Aplanosporen.

Wenn die Nährlösung erschöpft ist oder die Kultur gestört wird, so kann die Zoospore in den Dauerzustand übergehen. Solche Kugelzellen, Aplanosporen, werden gebildet, indem der Protoplasmakörper sich zusammenkugelt (Taf. XIII, Fig. 10). Die Kugel erscheint dann an einem längeren oder kürzeren Faden an der Geisselbasis aufgehängt wie bei *Chlamydomonas*-Arten, oder sitzt direkt an der Geisselbasis (Taf. XIII, Fig. 15). Der letztere Fall ist häufiger beobachtet. Die contractilen Vacuolen bleiben noch lange Zeit in der Kugel in Tätigkeit und werden für das Auge erst unsichtbar, wenn die Hüllschicht des Protoplasmakörpers sich zur Schutzmembran erhärtet und verdickt hat (Taf. XIII, Fig. 15). Möglich, dass sie auch dann noch einige Zeit bestehen bleiben. Die Pyrenoide bleiben in der Aplanospore erhalten und sind auch nach der Reife noch nachzuweisen.

Die Muttermembran verschwindet allmählich, das Wachstum der jungen Aplanospore kann nun entweder seinen Fortgang nehmen, oder es tritt Stillstand ein, indem das Nährmedium austrocknet. Die Grösse der ausgewachsenen Aplanosporen ist 30—50 μ, meistens finden sich solche von 30 μ Durchmesser. Eine rötliche Ockerfarbe (Taf. XII, Fig. 17a, b) ist das Zeichen ihrer Reife Im Kulturglase liegen die Aplanosporen oft in kleinen ockerfarbigen Häufchen am Grunde des Gefässes; sie setzen sich ferner an den Wandungen ab.

Gamogonie.

Die geschlechtliche Vermehrung, Gamogonie, ist auch völlig der von *H. Bütschlii* analog. Das Stigma bleibt an seinem Platze von kleinen Gleitungen abgesehen. Die Pyrenoide bleiben, wie es scheint, von dem Teilungsgange unberührt. Allerdings wäre es denkbar, dass auch hier die Stärkehüllen sich so lange erhalten, dagegen die Substanz des Pyrenoidenkernes irgendwie zerkleinert und im Tropho-

plasma dann verteilt wird[1]). Färbeversuche lösten diese Fragen nicht. Bezüglich des Teilungsmodus bei der Gamogonie verweise ich auf BLOCHMANN's Figuren 13—20 und füge nur drei ergänzende Figuren an: Taf. XIII, Fig. 14, 19, 20. Erstere zeigt die Gameten in Aufteilung begriffen, meist schon mit kleinem Pyrenoid versehen. Die Anzahl der Gameten überschreitet in guten Kulturen oft die Zahl 100, doch dürften sich nicht notwendig als Potenz von 2 gerade 128 Stück ergeben, da manche Teilungen unterbleiben. Grosse und kleine Gameten in einem Gametangium beweisen die häufig unterbliebene Teilung. Wie unregelmässig die Teilungsanlagen der aus dem Plasma herausmodellierten Gameten sein können, lässt Fig. 19. erkennen, wo grosse und kleine Teilkörper auftreten. Die Mutterzellen sind oft sehr klein und zeigen (Fig. 20), dass die Auslösung des Reizes zur Gamogonie nicht von der Grösse der Zelle abhängig ist; z. B. ist diese Zelle nicht grösser als die eines Agameten (Taf. XIII, Fig. 4) und kann trotzdem über 50 Gameten bilden. Daher auch die verschiedene Grösse der Produkte verschiedener Gametangien (Taf XII, Fig. 12a—e). Als Kuriosum führe ich an, dass ein Gamet sogar das alte Stigma mit sich führte und genau das Miniaturbild von BLOCHMANN's Agametenfigur 11 zeigte (vgl. auch meine Tafel XIV, Fig. 9). Der Bau des Gameten von *H. Droebakensis* gleicht dem des Gameten von *H. Bütschlii*: Ein kleines Pyrenoid, ein Stigma und ein zarter Chromatophor. Contractile Vacuolen liessen sich nicht feststellen; vielleicht sind sie für die kurze Lebensdauer der Gameten nicht notwendig oder zu klein, um wahrnehmbar zu sein. Stärkekörnchen finden sich aber in kleiner Anzahl vor, ebenso nicht selten kleine Chlorophyllkörnchen. Was ich an der Zoospore als typisch deutete, nämlich die Neigung in eine konische Spitze zu enden, gilt auch für den Gameten, wo sogar eine langausgezogene Spitze die Regel zu sein scheint (Taf. XII Fig. 12f). Mit dieser erreicht er die Länge von $9^1/_2\ \mu$. Seine Breite beträgt meist $2-3\ \mu$, selten $5\ \mu$. Die vorbereitenden Teilungen der Gamogonie setzen in kräftigen Kulturen gegen Mittag ein, aber nicht gleichmässig, sondern es werden bis zum Abend alle Teilungsstadien zu jeder Zeit festgestellt.

Zygote.

Massenhaftes Ausschwärmen und Kopulation erfolgen zu verschiedenen Zeiten, zwischen 12 und 4 Uhr nachts (vgl. Biologisches).

---

1) Dass noch irgendwelche zurzeit unübersehbare Wanderungen von Substanzen im Zellinnern vorkommen, legt Textfigur 4c nahe. Wie kommt ein Hohlkugelstückchen der alten Pyrenoidhülle bei der Teilung des Zellinhalts in ein Nachbarteil, während doch offenbar die alte Hülle an ihrem Platze zurückgeblieben ist?

Die Vereinigung ist so, wie sie BLOCHMANN zeichnete (vgl. s. Fig. 21 und 23). Da die verschiedenen langen und spitzen, grossen und kleinen Formen eine Funktion des Nährmediums zu sein scheinen, so bedeutet die Vereinigung ungleicher Gameten wenig, und man kann ruhig von Isogameten reden. Aus der Vereinigung zweier Isogameten (Taf. XII, Fig. 13a—d) resultiert eine Zygote. Zygoten können zunächst noch die Stigmata zeigen (Taf. XII. Fig. 13e). Diese jugendlichen Dauerzellen sind grösser (bis $9^1/_2$ μ) oder kleiner ($2^1/_2$—3 μ), je nach Grösse der Gameten. Sie umgeben sich mit einer Membran (Taf. XII, Fig. 14, 15). Während die Pyrenoide grosser Gameten (Fig. 13e) einen Durchmesser von $3^1/_2$—4 μ haben können, wahrscheinlich die mit den alten Mutterpyrenoiden versehenen Gameten, erreichen die der kleineren erst in den wachsenden Zygoten (Taf. XII, Fig. 16a, b) diese Ausdehnung. Das weitere Wachstum der Zygote gleicht dem der Aplanospore. Bei beiden können sich die Pyrenoide durch Sprossung vermehren, ebenso wie es bei Zoosporen gesehen ist (Fig. 6d). Die erwähnten zwei Dauerformen können sich durch Zwei- und Mehrteilung vermehren und erhalten bei der Reife eine rötliche Ockerfarbe. In etwa zwei Monaten sind die Zygoten ausgewachsen und wieder keimfähig. Austrocknung der Dauerzustände ist nicht notwendig, um wieder Zoosporenbildung zu veranlassen, wird aber gut ertragen, wenn die Zellen vorher eine derbe Membran haben bilden können. Auf Wechsel von Nässe und Trockenheit reagieren Aplanosporen und Zygoten verschieden. Ein frischer Regenguss veranlasst sie oft zur Bildung palmelloider Zustände. Der Vorgang dabei ist folgender: Eine 50 μ grosse Zygote oder Aplanospore teilt sich unter Erweiterung und Verquellung der Membran in eine Anzahl Teilgebilde von 15—20 μ Durchmesser, welche sich wieder einzeln mit einer kugeligen Hülle umgeben, diese verdickend, und nun beliebig lange in der Mutterhülle liegen bleiben. Vgl. den ähnlichen Zustand bei der verwandten *H. pluvialis* (Taf. XV, Fig. 8). Welche Faktoren Palmellenbildung, welche Zoosporenbildung veranlassen, ist unsicher; doch ist es wahrscheinlich, das Wasser allein die erstere stärker als die letztere anregt, und erst der Zutritt gewisser stickstoffhaltiger Verbindungen den Reiz zur Zoosporenbildung in erhöhtem Masse auslöst. Die Vierteilung einer 40 μ grossen Zygote oder Aplanospore lieferte Teilzellen von 15 μ Durchmesser. Die häufigen Kettengebilde lose aneinanderhaftender Dauerzellen sind wohl durch sukzessive Zweiteilung entstanden zu denken. Taf. XII, Fig. 18a und b stellen zwei in Keimung begriffene Dauerzellen dar, deren rötlich ockerfarbener Inhalt sich zu Kugeln zusammengeballt hat. Dadurch kann der Chromatophor wieder mehr Lichtstrahlen aufsaugen, also mit seiner Assimilationstätigkeit wieder stärker anheben. Aus dieser Form gehen durch

Teilung kleinere hervor (Taf. XII, Fig. 19 und 20), die immer mehr ergrünen. Endlich entstehen wieder Zoosporen. Dass die Teilgebilde (Fig. 20) vorübergehend also nur ein Pyrenoid aufweisen, ist erklärlich. Die Identität dieser oft *Chlorella* ähnlichen Gebilde mit *H. Droebakensis*-Zygoten liess sich aber erst mit Hilfe von Reinkulturen nachweisen[1]). Die einzelnen Ergebnisse lassen sich nun zu folgender kurzen Artdiagnose verdichten:

Haematococcus Droebakensis Wollenweber (Taf. XII und XIII).

Die Zellwand der Zoospore ist gewöhnlich lang oval, am hinteren Pole mit schwacher Neigung in eine stumpfwinklige Kegelspitze zu enden. Eine sattelförmige Warze am vorderen Pole der Zellwand lässt die Geisseln durchtreten. Länge bis 70 μ, Breite bis 35 μ.[2]) Der Zellkörper ist birnenförmig, etwa von der Länge des Zellwandquerdurchmessers mit wiederholt unregelmässig verzweigten oft grünen Plasmafortsätzen nach der sehr ausgedehnten äusseren Zellwandschicht zu. Dem lang zugespitzten vorderen Ende entspringen zwei Geisseln, etwa von der Länge des Protoplasmakörpers, die durch die Geisselröhren gehen, welche einen rechten oder stumpfen Winkel miteinander bilden). Das (rötliche) Stigma, bis $5^1/_2$ μ lang, bis 3 μ breit, findet sich meist vor dem Äquator der Zelle und hat, von oben gesehen, die Form eines sphärischen Dreiecks, von der Seite die eines Hutes. Zahlreiche, bis 60 contractile Vacuolen (sind in die obere Schicht des Chromatophors eingebettet).

Der Chromatophor schmiegt sich birnenförmig der äusseren Hüllschicht des Zellkörpers an, ist dickwandig und besteht aus einem zarten, grünen Röhrengerüst, das sich in die Plasmafortsätze erstrecken kann. Er enthält zwei Pyrenoide, die in den Brennpunkten des Zellwandovals innerhalb des Protoplasmakörpers liegen. Die zentrale Höhle nehmen ein der Zellkern, der meist etwas exzentrisch in der Äquatorialebene der Zelle liegt, und oft Leibesvacuolen, die ihn umgeben. Haematochrom fehlt. (Aplanosporen finden sich), ebenso palmelloide Zustände. Dieselben haben glatte Membran und eine rötliche Ockerfarbe Die Vermehrung der Zoosporen geschieht (durch modifizierte Längsteilung), agamogen vorwiegend durch vier Agameten, gamogen durch bis über 100 Gameten. Die Gameten

1) Reinkulturen d. h. Kulturen, die von anderen Algen und von Infusorien, nicht von Bakterien frei waren.

2) Die Klammern (. . . .) umschliessen diejenigen Charaktere, die, für die ganze Gattung allgemein gültig, nachher in die Gattungsbeschreibung gezogen sind und später für die Artdiagnose wegfallen dürften.

sind nackt, birnen- oder spindelförmig. Länge bis $9^1/_2$ μ, Breite bis 5 μ. Die Zygoten haben glatte Membran und sind kugelig; Farbe erst grün, später von rötlichem Ocker, Durchmesser bis 50 μ. Verbreitung: auf Felseninseln in den Fjorden der Südküste Norwegens, in den Granitsteinmulden mit Brackwasser, das reich an Amidoverbindungen sein kann. Vorwiegend mixotrophe Lebensweise.

B. *Haematococcus Droebakensis* var. *fastigatus* (Taf. XIV).

Diese Varietät voriger Art fand sich im Juli und August 1907 in Norwegen auf der Felseninsel Smellen, einer der äussersten Skaeren im Skagerak, in der Nähe von Lyngör.

Sie hat den Bau von *H. Droebakensis*, unterscheidet sich nur durch

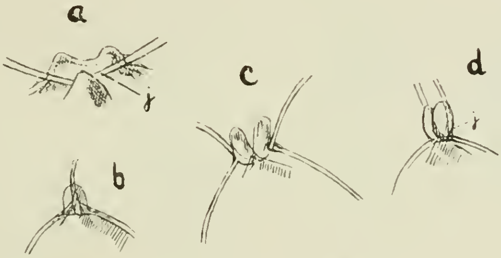


Fig. 7. *H. Droebakensis* var. *fastigatus*. *a—d* Membranwarzen in verschiedener Ansicht, auch Geisselinsertion zeigend. Vergr. 2000.

einen ganz ausgesprochenen konischen Zapfen, in den die Membran am hinteren Pol ausläuft. Dieser ist kurz ($4^1/_2$ μ) und spitz, fast einem Stachel gleichend, in schwach konzentrierten (Fig. 1), lang und allmählich in die Membran verlaufend, in stärker konzentrierten Medien (Fig. 4). In den Fällen, wo er nicht beobachtet werden kann, liegt der Längsdurchmesser der Zelle zur Beobachtungsebene geneigt.

Die Abbildungen der Taf. XIV geben die charakteristischen Entwicklungsformen wieder, die die Ontogenese von *H. Droebakensis* gleichsam kopieren. Da sie jedoch bei genauerer Prüfung einige Ergänzungen zu der vorerwähnten Art enthalten, so seien diese an der Hand des Entwicklungsganges kurz nachgetragen.

Die Membranwarze hat die typische Sattelgestalt (Fig. 13). Junge eintägige Zoosporen, die vor ein paar Stunden ausgeschlüpft zu denken sind, zeigen einen tieferen Sattel (Textfig. 7c) als ältere (Textfig. 7a). Es fällt manchmal bei der Queransicht des Sattels eine Verjüngung (*j*) der Umrisslinie (Textfig. 7d, j) dort auf, wo

der Sattel in die Membran übergeht. Die Erscheinung einer feinen neben der äusseren Membrankontur auftretenden Linie lässt auf eine Falte der Membran um deren Warze schliessen (Fig. 15fa). Die durch die Röhren in die Spitze des Protoplasmakörpers einmündenden Geisseln verjüngen sich kurz vor ihrem Eintritt ein wenig (Textfigur 7a). Die Länge der Membran, also der ganzen Zelle, wurde bis 60 μ, die Breite bis 35 μ gemessen. Die absoluten Grössen spielen als Artmerkmal keine Rolle, sondern sind stets eine Funktion der Ernährung. Der Chromatophor grosser Individuen aus wasserreichem nährarmen Medium enthält viel Stärke, und der Sitz der Stärke (Fig. 1a) scheinen die Gerüstzwischenräume des Chromatophors zu sein (vgl. Fig. 1 und 4). Fig. 4 zeigt wieder das normale Aussehen

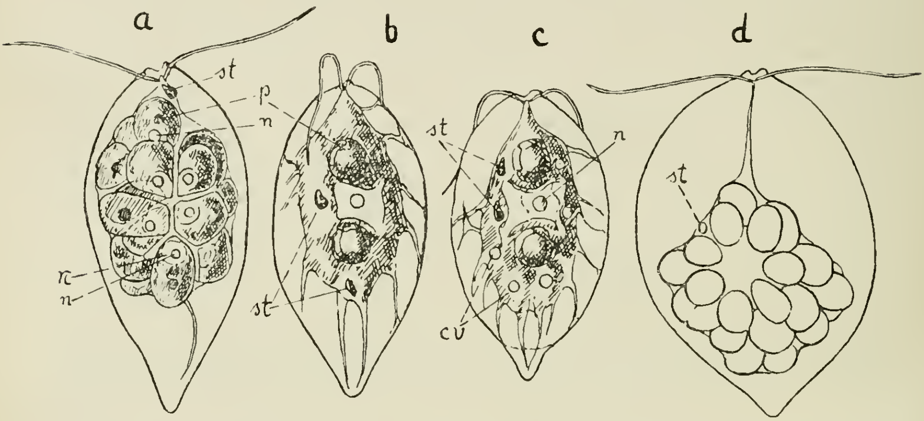


Fig. 8. *H. Droebakensis* var. *fastigatus*. Vergr. 1000. *a* Agamogene Sechzehnteilung. *b*) Zoospore mit zwei Stigmen (st), das untere ist alt. *c* Zoospore mit zwei neuen Stigmen. *d* Gamont mit regelmässig angeordneten Gameten.

der *H*-Zelle, den Chromatophor mit dem bekannten Röhrengerüst (chls) und der Höhle (*h*), die der optische Querschnitt der Zelle als fensterartigen Ausschnitt im Gebiete des Äquators erkennen lässt. Die Pyrenoide, vorher klein mit dünner Stärkehülle (Fig. 1p), haben sich hier gut ausgebildet und geben klare Bilder des Pyrenoidkernes mit oft vortretendem Binnenkörper. Die Plasmafortsätze sind hier nicht so zahlreich wie in dekonzentrierten Nährmedien, wo sie ringsum ausstrahlen (Fig. 1). Bevorzugen sie in letzteren das Gebiet der zwei Pyrenoide, so scheinen sie bei osmotisch stärkerem Nährwasser sich mehr auf den hinteren Pol zu beschränken (Fig. 4). Das Stigma hat bei ein- und zweitägigen Zoosporen die gewöhnliche Lage vor dem Äquator; alle ausgewachsenen Individuen, wo das Stigma höher liegt, sind verdächtig als Agamonten (Fig. 1).

Die Agamogonie weist nichts besonderes auf: Wanderung des

Stigmas vor der Teilung, erste Teilungswand abweichend von der Längsachse (Fig. 5), senkrecht dazu die zweite Teilungswand (Fig. 7). Eventuell kommen gelegentlich agamogene 16-Teilungen vor (Textfig. 8a). Von den im Ausschwärmen begriffenen vier Agameten zeigt der vordere (Fig. 8) die schon von BLOCHMANN erwähnte Polumkehrung, indem er am hinteren Pole noch das Stigma der Mutterzelle trägt. Die jungen Agameten umgeben sich hier schon innerhalb des Agametangiums mit einer neuen Membran, durch welche sich die ersten Plasmafortsätze Bahn brechen. Die Warze ist in diesem Stadium noch kugelig und gestaltet sich erst typisch bei weiterem Wachstum der Zelle (Fig. 9). Bezeichnend für diese Varietät ist es, dass sämtliche Agameten schon den ausgeprägten Zapfen tragen; andernfalls könnte die Vermutung aufkommen, dass die Zapfenbildung vielleicht nur an Abkömmlingen von Vordersprösslingen gesehen und versehentlich nun auf eine Varietät geschlossen sei. BLOCHMANN's Abbildung 11 zeigt z. B. auch die weitgehendste Ähnlichkeit mit meiner Fig. 8, auch seine Fig. 12 mit meiner Fig. 9, obwohl der Zapfen ersterer abgebrochen gezeichnet ist.

Es schien wünschenswert, den Zapfen unter Benutzung verschiedener Nährmedien auf seine Konstanz zu prüfen.

Es ergab sich in dekonzentrierten Nährmedien das vollendete Oval der Membran (Fig. 6 und Fig. 2g). Der Zapfen schien manchmal völlig zu fehlen, liess sich aber bei geeigneter Drehung der Zelle immer noch als zarter 1,5 μ langer Stachel nachweisen.

Der Fig. 9, die ausser dem alten schon das neue Stigma führt, lassen sich Textfigur 8b und 8c anfügen, deren erste auf die Entstehung und gegenseitige Beziehung der äusseren Membranschicht und der Plasmafortsätze ein Licht wirft. Die Fortsätze und die erwähnte $^1/_3$ μ dicke äussere Membranschicht scheinen eines Stoffes zu sein, denn die Fortsätze gehören genetisch zu der feinen Hülle des Protoplasmakörpers, die sich beim Agameten wieder als Membranschicht abhebt, während der Protoplasmakörper eine neue Hülle bildet, die wieder ihre Fortsätze in die Membran aussendet.

Die Stelle des alten Stigmas deutet also immer die alte Peripherie des Protoplasmakörpers an. Die Annahme, die Fortsätze könnten sich durch Zurückziehen des Plasmas von der Zellwand gebildet haben, ist unwahrscheinlich, denn sonst würde das alte Stigma gelegentlich an einem Fortsatze hängen bleiben. Davon ist aber nichts zu beobachten.

Eine Zoospore mit Zwillingsstigmen ist eine seltenere Erscheinung (Textfig. 8c). SCHERFFEL (1907) wies vor kurzem vier solcher Organe bei *Bulbochaete*-Zoosporen, zwei bei einer nicht näher bestimmten *Chlamydomonas*-Zoospore nach, und es sollen nach ihm

von KUCKUCK auch bei Phaeophyceenschwärmern mehrere Stigmen gefunden worden sein. *H. Bütschlii*, *Droebakensis*, *Droebakensis* var. *fastigatus* gehören also auch zu den Zoosporen mit Doppelstigmen und sind noch besonders interessant wegen des Verharrens alter Augenflecke. Es sind also vielleicht zwei Unterscheidungen bei diesen Erscheinungen notwendig, Häufung der Organe durch Zwillingsbildung und Häufung durch Neubildung.

Über die Form des Stigmas ist bei der Stammart das Nötige gesagt. Nur Fig. 12c zeigt noch eine feine Medianlinie auf dem sphärischen Dreieck und längs derselben eine gezähnte Zeichnung[1]) Fig. 12b kommt als Seitenansicht der Hutform nahe, Fig. 12a zeigt das Stigma von unten gesehen. Die Dreiecksform hat es in Fig. 14. Indem noch der contractilen Vacuolen gedacht sei, von denen auf der halben Oberfläche des Chromatophors 13 Stück (Taf. XVI, Fig. 10), aber auch bis etwa 30 (also im ganzen etwa 60) Stück gezählt werden können (Grösse bis 2 μ), gehe ich zur Gamogonie über. Fig. 2 a—e stellt die sukzessiven Teilungsstadien dar, die ein Gamont während der Beobachtung durchlief. Es vergingen von Anfang der Teilung bis zu Beginn der 32-Teilung 6 Stunden (4—10 Uhr abends).

Die Aufeinanderfolge der Teilungsebenen liess sich nicht feststellen, da die Zelle nicht gestört werden sollte, aber so viel ist klar, dass, wie bei der Stammart die Aufteilung in Gameten nicht immer schematisch sich abspielt — ich meine eine gleichmässige 2, 4, 8, 16-Teilung eintritt —, sondern manchmal die Teilung eines Teilstückes unterbleibt, also grössere und kleinere Teilsprosse gebildet werden können. Je nach Lage der Zelle trat vor meinem Auge bald ein Teilstückchen in erneute Teilung (Fig. 2f t^1), bald ein anderes (Fig. 2f t^2), während die mit den Mutterpyrenoiden versehenen Stücke (Fig. 2f t^3) oft nach der 16-Teilung des Gamonten ganz unverändert blieben und gleichsam Riesengameten bildeten. Taf. XII, Fig. 13c zeigt zwei solche in Copulation.

Die Natur übt bei der gamogenen Teilung also grosse Willkür, doch ist man nicht berechtigt, unregelmässige Teilgebilde als anormale Bildungen zu deuten. Dennoch ist eine Regelmässigkeit (Textfig 8d) in der Aufteilung in Gameten hin und wieder beobachtet wurden; einige Teilungsbilder hatten eine grosse Ähnlichkeit mit denen bei *Stephanosphaera*. In dem Gametangium der Textfigur 8d haben sich die Gametenteilsprosse, anscheinend einige 20 Stück, um eine Mitte, die sich wie ein Loch ausnahm (vgl. BLOCHMANN's

---

1) Wahrscheinlich die von unten durch die hyaline Scheibe hindurchschimmernden Farbkörnchen, deren kugelige Gestalt aber infolge der Brechung der Lichtstrahlen beim Durchtritt durch die Scheibe verändert erscheint, im optischen Schnitt als schiefes Parallelogramm.

Fig. 17, 18), gruppiert. Hier kann man eine Unzahl von Geisselchen zeitweise erblicken, die sich nach unten in den himbeerartigen Hohlraum erstrecken (BLOCHMANN S. 12). Der hier in die Augen springenden Regelmässigkeit in Gruppierung und Bau der Gameten stehen in Fig. 2g und h wieder ganz verschiedene Grössen der Teilgebilde gegenüber, so dass die Annahme einer konstanten Regelmässigkeit nicht sicher ist.

Die Phänomene beim Ausschwärmen und bei der Copulation gleichen den bei *H. Droebakensis* wahrgenommenen Man vgl. Taf. XII, Fig. 12—15 mit Taf. XIV, Fig. 3a—e und denke sich dann bezüglich der Weiterentwicklung Taf. XII, Fig. 16—18 angeschlossen. Fig. 10 und 11 zeigen die Bildung der Aplanosporen. Die contractilen Vacuolen (Fig. 10) pulsierten noch eine Zeitlang ruhig weiter und wurden erst unsichtbar, als die Aplanospore sich mit einer derben Membran umgeben hatte. (Fig. 11 k.) Der die Art kennzeichnende Zapfen ist an der Mutterhülle der Aplanospore stets sehr deutlich. Die Keimung von Dauerformen wurde nicht verfolgt, da der Entwicklungsgang dem der vorigen Art völlig gleicht.

Die Diagnose dieser Varietät ist also folgende:

Haematococcus Droebakensis var. *fastigatus* (Taf. XIV).

Die Zellwand der Zoospore trägt am hinteren Pole einen konischen Zapfen, der bei langovalen Zoosporen allmählich in die Zellwand übergeht und sie umgekehrt oval erscheinen lässt, bei rund ovalen Formen ein stachelähnliches Anhängsel (bis $4^1/_2$ μ) bildet. Länge bis 60 μ, Breite bis 35 μ. Der Zellkörper ist birnenförmig bis umgekehrt oval. Verbreitung: auf den äussersten Skaeren der Südküste Norwegens. Wie bei *H. Droebakensis* vorwiegend mixotrophe Lebensweise.

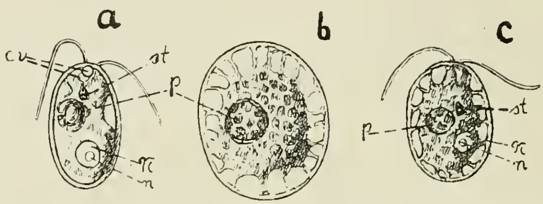
Es erscheint nun für die Festigung des Gattungsbegriffs wünschenswert, die bekannten *Haematococcus*-Formen mit *H. Droebakensis* zu vergleichen.

Vor zwei Jahren stellte LEMMERMANN (1905) eine neue *Haematococcus*-Art auf, die in einem heissen Gewässer auf Hawaii 1896/97 mit anderen Algen gesammelt worden war. Der Autor nannte diese Art *H. thermalis*. Er fand leider nur den Palmellazustand dieser Form, den er abbildet und beschreibt.

Da über Entwicklungsgang und Bau der Zoosporen nichts ermittelt werden konnte, so ist diese Form für vergleichende Untersuchungen nicht geeignet. Da ein Pyrenoid im Palmellazustand nicht vorhanden ist, so fehlt dieses Organ jedenfalls auch bei der Zoospore, denn bei allen bekannten *Haematococcus*-Arten verbleiben

die Pyrenoide in den Dauerzuständen. Dann wäre vielleicht an eine *Chloromonas*-Art eher zu denken als an *Haematococcus*, da *Chloromonas* kein Pyrenoid besitzt. Aber es ist überhaupt schwer, diese Form nach Beschreibung und Abbildung sicher zu identifizieren, da bei der Konservierung von empfindlichem Algenmaterial häufig Veränderungen in den Zellen Platz greifen.

Das bewies eine mit *Chlamydomonas Kureinikowi* Gorosch. vielleicht identische Art. die ich vor kurzem auffand und kultivierte. Fig. 9b und c sind nach Zoosporen gezeichnet, die mit OsO_4 (1 pCt.) fixiiert worden waren. Ich glaubte auch eine *Haematococcus*-Art vor mir zu haben: Sie besass eine weit abstehende äussere Membranschicht, Plasmafortsätze, Pyrenoid, Stigma, einen Chromatophor, kurz alle Merkmale einer *Haematococcus*-Art. Es fiel indes auf, dass bei Beobachtung eines nicht fixierten Algentropfens keine solche Zelle sich zeigte, sondern nur einzelne *Chlamydomonas*-Zellen.



F. 9. *Chlamydomonas* spec. Vergr. 1000. *a* Zoospore nach lebendem Objekte, *b*, *c* Zoospore nach fixiertem Objekte gezeichnet.

Bei längerem Verweilen unter dem Deckglase verwandelte sich die *Chlamydomonas*-Art vor meinen Augen in die Pseudo-*Haematococcus*-Art, was nicht wenig überraschen musste. Durch Kultur liess sich der empfindliche Chromatophor dieser Alge soweit kräftigen, dass es gelang, sie abzubilden (Fig. 9a). Bei der Diagnostizierung einer *H*-Art nach konserviertem Materiale scheint jedenfalls danach einige Vorsicht geboten. Aber selbst wenn die Zellen nicht so empfindlich sein würden, so genügten die Ermittlungen bei *H. thermalis* nicht, um die Form als *Haematococcus*-Art sicher zu stellen, da hierzu das Studium des Baues der Zoospore unerlässlich ist. Dass bei L.'s Art das Protoplasma von der Mitte nach der Oberfläche des Zelleibes ausstrahlt und unmerklich in den stark netzigen Chromatophor übergeht, ist zwar bemerkenswert, doch finden sich solche Verhältnisse bei *Chlamydomonas*-Arten auch (*Chl. coccifera* Gorosch., 1905, Fig. 2, 3, 8), ebenso kann auch die äussere Membranschicht bei diesen Arten abstehen (*Chl. pertusa* Chodat, *Chl. gloeocystiformis* Dill.). Es ist also einstweilen unmöglich, bei L.'s Art eindeutige typische Merkmale für *Haematococcus* zu finden. Sie musste daher als *Haematococcus*-Art hier unberücksichtigt bleiben.

C. *Haematococcus pluvialis* Flotow. (Taf. XV und XVI.)

Die Aplanosporen dieser verbreiteten Art der Gattung *Haematococcus* fanden sich Ende Januar 1907 in einem Fischaquarium des tierphysiologischen Laboratoriums zu Berlin. Diese bildeten am Rande des Fischbehälters an der Oberfläche des Wassers die bekannten roten Häute.

Getrocknet und dann mit Wasser übergossen lieferten sie bald Zoosporen, die in Kultur genommen wurden und sich bis jetzt, Ende Oktober 1907, ununterbrochen agamogen vermehren liessen. Die morphologisch und physiologisch bedeutenden Arbeiten COHN's mit 114 Abbildungen, BRAUN's, PERTY's, sowie die wertvollen Ergänzungen HAZEN's mit 52 Abbildungen und SCHMIDLE's erleichterten die artdiagnostische Behandlung wesentlich, so dass ich auf erstere Autoren verweisen kann, während ich an Hand weniger Ergänzungen Bau und Entwicklung kurz zusammenfasse.

An Original-Literatur wurde benutzt:

COHN	(1850)
BRAUN	(1851)
PERTY	(1852)
HAZEN	(1899)
SCHMIDLE	(1903)
WOLLENWEBER . . .	(1907)

Die Zoospore hat die weit abstehende Membran ihrer Gattung. Die Grösse ist auch bei dieser Art sehr wechselnd und ganz abhängig von der Ernährung. Längen wurden bis 63 μ, Breiten bis 51 μ gemessen, doch ist die Durchschnittszoospore nur 30 μ lang und 24 μ breit und in dieser Grösse am vermehrungsfähigsten (Tab. II). Bei den Grössenveränderungen halten Länge und Breite gleichen Schritt, während bei *H. Droebakensis* die Länge variabler ist als die Breite.

Die Form der Zellwand ist rund oval. Ihr Umriss kann bei ausgewachsenen Zoosporen regelmässig sein, ohne irgendwelche Änderung an den beiden Polen. Indes fehlt eine charakteristische Gestaltung der Membranwarze nicht. Die jungen Zoosporen (Taf. XVI. Fig. 1, Taf. XV, Fig. 11) tragen einen glockenförmigen Aufsatz (*pl*), der auf die Geisselröhren aufgesetzt erscheint. Diese Form erinnert an die jugendliche Warze der ersten Spezies (vgl. Taf. XIV, Fig. 8^1 *pl*) und unterscheidet sich nur dadurch, dass sie sich später der Zellperipherie anpasst und ganz verschwinden kann, während sie sich bei *H. Droebakensis* in einen Sattel umbildet. Der vordere Pol von *H. pluvialis* hat manche Arteigentümlichkeit. Es steht nämlich hier gewöhnlich die Membranschicht vom Plasmaschnabel weit ab (Taf. XV,

Fig 1) und veranlasst dadurch eine ausserordentliche Verlängerung (bis 11 μ) der dütenförmigen Geisselröhren (Fig. 10b, g); diese geben ihr einen Halt und werden manchmal darin noch unterstützt von einem Plasmafortsatz (*pspd*), der der Spitze des Protoplasmakörpers entspringt. Das allseitige Abstehen der äusseren Membranschicht bei den *H*-Arten würdigte WILLE (1903 S. 99) früher als Unterscheidungsmerkmal zwischen *Haematococcus* und *Chlamydomonas*, überzeugte sich dann aber von seinem Vorkommen in beiden Gattungen. Ich füge hinzu, dass die äussere Membranschicht der Zellwand von *H. pluvialis*-Zoosporen unter gewissen Kulturbedingungen eng anliegen kann (Taf. XV, Fig. 2, Taf. XVI, Fig. 14), so dass ihr Abstehen nicht einmal sicher die Art charakterisiert.

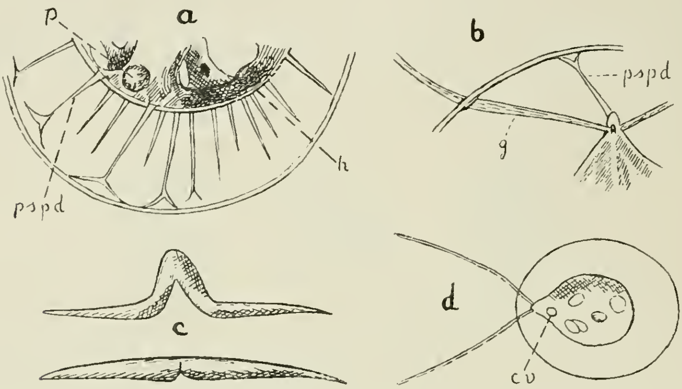


Fig. 10. *a—c. Haematoccus pluvialis.* Vergr. 2000. *a* hinterer Teil eine Zoospose mit zahlreichen Plasmafortsätzen (pspd.). *b* Vorderer Teil einer Zoospore mit Geipelröhren und Plasmaschnabel. *c* Eigenartige Gestaltungen von Stigmen. *d* Zoospore von *Chlamycoccus* (*Haematococcus*) *pluvialis* (nach CIENKOWSKI, 1865) mit 1 contractiler Vaenole (cv.).

Die bis 7 μ dicke Zellwand schliesst den gewöhnlich radiär um die Längsachse gelagerten Protoplasmakörper ein. Er ist birnenförmig (Taf. XV, Fig. 1 und 11) bis oval (Taf. XV, Fig. 2). Er nähert sich oft dem hinteren Pole der Zellwand (Taf. XV, Fig. 1), während er bei *H. Droebakensis* häufiger den Seiten der Zellwandperipherie sich anschmiegt. In seiner zentralen Lage wird der Protoplasmakörper durch ausstrahlende Fortsätze gehalten, die den bekannten Bau zeigen. Sie können, wie SCHMIDLE (1903) feststellte, unendlich fein und dann meist besonders zahlreich sein, oder sie strahlen nur in derberen Strängen aus, die mehr (Fig. 10a) oder weniger zahlreich (Taf. XV, Fig. 1) sein können, und in letzterem Falle oft deutlich körnigen Bau (*k*) verraten. Grün werden sie aber niemals. Der Innenkanal der bis $^1/_2$ μ breiten (bei *H. Droebakensis* bis 1 μ

breit) Fortsätze ist also zu schmal, um die grünen Röhrchen des Chromatophors eindringen zu lassen.

Der mehr oder weniger zugespitzte Schnabel des Protoplasmakörpers sendet die beiden Geisseln durch die bekannten Röhren (Fig. 10b). Die Geissellänge ist im Verhältnis geringeren Schwankungen unterworfen als die Zellwand. Maximallänge 33 μ.

Chromatophor.

Im Protoplasmakörper unterscheiden wir zunächst den Chromatophor, der dem peripheren Teile des Plasmas eingebettet ist. Er ist birnenförmig bis oval und gleicht in Lagerung, Bau und Struktur dem von *H. Droebakensis*, weshalb ich auf das unter A und B Gesagte verweise. Nur seine Einschlüsse bedürfen einer besonderen Erwähnung. Zunächst sind die Pyrenoide in Mehrzahl vertreten. Sie sind einzeln im Chromatophor zerstreut, von rundlicher oder etwas eckiger Form, umgeben von der Stärkehülle (*a*). Ihr Durchmesser schwankt und wurde einschliesslich Hülle bis 5 μ gemessen, erreicht also nur $^6/_7$ des Maximums der ersteren Art. Ihre geringere Grösse (Taf. XVI, Fig. 20) machte einen Vergleich des inneren Baues mit dem bei Pyrenoiden anderer *H*-Arten etwas schwierig. Eine Kultur, deren Zoosporen auf Taf. XV, Fig. 2 und 12 und Taf. XVI, Fig. 14—16 abgebildet sind, zeigte indes einwandfreie Strukturbilder. Da ergab sich genau dasselbe optische Bild wie bei *H. Droebakensis*. (Taf. XV, Fig. 2): Ein Binnenkörperchen (*b k*), davon radiär ausstrahlende Kanälchen und die die Stärkehülle durchsetzenden Kanälchen (*c*), nur dass die Stärke eine im Verhältnis dünnere aber dafür derbere Hülle bildet! Die einzelnen Körnchen, die genau genommen als Hohlkugelstückchen auftreten (nur im Querschnitt Körnchen gleichen) sind nicht so leicht durch Druck aus ihrem Gefüge zu lösen, wie das bei *H. Droebakensis* mit Leichtigkeit gelang.

Stigma.

Im Zusammenhang mit dem Chromatophor sind ausser den Pyrenoiden noch ein Stigma und mehrere contractile Vacuolen zu erwähnen. Bezüglich des Stigmas berufe ich mich auf meine Mitteilungen (1907, S. 318) und wiederhole: Lage direkt vor dem Äquator oder in Höhe desselben (Taf. XII, Fig. 12, Taf. XV, Fig. 11 und 12), Oberflächenansicht ein sphärisches Dreieck, Seitenansicht eine Sichel oder ein spitzwinkliges Dreieck, dessen Basis nach innen umgebogen sein kann; Länge bis 13 μ, Breite bis 1,5 μ. Textfig. 10c zeigt ein Stigma mit einer Mittelfalte und ein solches in der

Mitte durchschnitten. Derartige Gestaltungen künden vielleicht den werdenden Agamonten an. Doch spielen sie jedenfalls nur eine unbedeutende Rolle, da Neubildung des Stigmas bei der Teilung von *H. pluvialis* die Regel zu sein scheint[1]). Form und Bau dieses Organs gleichen in der Hauptsache denen der anderen *H*-Arten, nur ist ihr Studium bei *H. pluvialis* schwieriger, da dessen Stigmenfarbe bedeutend blasser ist als die jener.

Contractile Vacuolen.

Über die Existenz contractiler Vacuolen ist man sich nicht einig. Ihr Vorkommen ist ausdrücklich von COHN (1854) verneint worden. CIENKOWSKI (1865) fand ein solches Gebilde bei den Macrogonidien (= Zoosporen) von *Clamydococcus pluvialis* A. Br. (= *H. pluvialis* Flot.)[2]). BENNET und MURRAY (1889) stimmen ihm bei, ebenso stellen BÜTSCHLI's (1883—1887) Abbildungen des *H. lacustris* Girod (= *H. pluvialis* Flot.) unter der Geisselbasis eine contractile Vacuole dar. Die neueren Beobachter aber sprechen sich ausnahmslos gegen das Vorhandensein contractiler Vacuolen aus. HAZEN (1899) führt unter „General conclusions" an: „no contractile vacuole is present". In WILLE's (1903) Artbeschreibung findet sich daher S. 105 der Satz: „contractile Vacuolen fehlen." Dass SCHMIDLE (1903) bei der Beobachtung ein negatives Ergebnis hatte, habe ich bei Beschreibung von *H. Droebakensis* erwähnt. G. S. WEST (1904) hält daher die Abwesenheit dieser Bläschen für eines der wenigen Unterscheidungsmittel zwischen *Haematococcus* und *Chlamydomonas*. — Die Empfindlichkeit der Regenalge in Naturmedien, die meist sehr arm an Nährstoffen sind, macht allerdings die Beobachtung der winzigen Vacuolen schwierig. Ich fand sie daher erst in künstlichen Kulturen bei grünen Zoosporen. Später konnte ich sie an Zoosporen aus Naturmedien nachweisen. In letzteren sind die Zoosporen oft reich an Haematochrom und an Stärkekörnern, beides Erscheinungen, die später in meinen Kulturen schlecht genährte Individuen ankündeten. Die contractilen Vacuolen liegen über die ganze Peripherie des Chromatophors zerstreut, und bevorzugen vielleicht die Stellen, wo Plasmafortsätze ausstrahlen. Die Grösse in Diastole ist bis 2 μ gemessen,

1) Ich muss also den früher aufgestellten Satz (1907 S. 318) „wobei es meist mitgeteilt wird" auf Grund meiner späteren Beobachtung einschränken.

2) CIENKOWSKI (1865): „In den Macrogonidien des *Chl. pluvialis* fand sich eine contractile Vacuole, die zu den kleinsten gehört, die ich kenne, jedoch gross genug, um bei einer 350fachen Vergrösserung klar wahrgenommen zu sein. Sie liegt in der Gegend, wo der Körper des Schwärmers in den Schnabel übergeht". (Fig. 10d nach CIENKOWSKI).

aber in manchen Zoosporen kaum 1,5 μ. Ihre Zahl ist ganz verschieden und schwer festzustellen, denn selten sieht man so viele Bläschen pulsieren wie bei der Zoospore Taf. XV. Fig. 1, wo etwa 16 auf der halben Oberfläche gezeichnt werden konnten, also einige 30 Stück vorhanden gewesen sein dürften. Die Pulszahl wechselte ganz bedeutend und schwankte zwischen 12″ und 35″.

Leibeshöhle.

In der Mitte der Leibeshöhle liegt der Zellkern, gewöhnlich umgeben von mehreren Zellvacuolen. Der Maximaldurchmesser des Nucleus betrug 8 μ, des Nucleolus 3 μ.

Er ist ohne Anwendung von Fixiermitteln bei Beobachtung mit Ölimmersionslinse oft deutlich wahrzunehmen, besonders der Nucleolus tritt sehr stark hervor.

Mit der Ausbildung der Leibesvacuolen hängt noch der optische Eindruck des Chromatophors zusammen. Dieser erscheint über solchen Vacuolen natürlich heller (vgl. meine Fig. 2 und 4a, 1907) und um so heller, je weiter sie an die Peripherie des Protoplasmakörpers vordringen. Dieser optische Eindruck gab SCHMIDLE Veranlassung, den Chromatophor als netzförmig anzusprechen. Ich habe dies in meiner früheren Mitteilung (1907, S. 321) auch getan unter Hinweis auf Fig. 4a, doch glaube ich, dass dies nicht ganz korrekt ist. Meine späteren Beobachtungen stützen HAZEN's Auffassung (1899): „Frequently the chlorophyll of this hollow shell becomes reduced in places so that it appears to be pierced with holes.“

Es wird zweckmässig sein, um Missdeutungen auszuschliessen, den Ausdruck Netzchromatophor in dem angedeuteten Sinne fallen zu lassen, schon aus dem Grunde, weil beim Fehlen der Vacuolen gleichmässige Grünfärbung sich zeigt, d. h. ein massiver Chromatophor (Taf. XV, Fig. 11), allerdings mit der bei *H. Droebakensis* besprochenen feineren Struktur (Röhrengerüst), im optischen Schnitt und bei Oberflächenansicht ein feines Netz[1]) (vgl. Taf. XV, Fig. 10) vorhanden ist.

Die Abbildungsserie (Taf. XVI, Fig. 19a—d) einer Zoospore von *H. pluvialis* demonstriert die Ähnlichkeit ihres Zellbaues mit dem von *H. Droebakensis* (Taf. XIII, Fig. 16a—e): Fig. 19a mit der trophoplasmatischen Schicht (T), die den Chromatophor durchzieht und umzieht, (Fig. 19b) mit Chromotaphor und contractilen Vacuolen, Stigma (*st*) und Stärkekörnchen (*a*); Fig. 19c mit Pyrenoiden (*p*),

1) Vorausgesetzt, dass der Begriff Netz ein Flächenbegriff ist.

grünem Röhrengerüst des Chromatophors und Vacuolen (*v*); Fig. 19d ausserdem mit Nucleus (*N*) und Nucleolus (*n*).

Die Stärkekörnchen (*a*) können gross sein (bis 2 μ), besonders in schlecht genährten und dann meist haematochromreichen Zoosporen (vgl. meine Fig. 1, 1907). In letzteren erscheinen sie aber grün, da der Chromatophor sie noch in dünner Schicht bedeckt. Taf. XVI, Fig. 12 weist indes nur ganz winzige Stärkekörnchen auf. In solchen Zoosporen wurden die contractilen Vacuolen nur schwer aufgefunden, oft überhaupt nur eine einzige (Taf. XVI, Fig. 12cv), obgleich es sicher ist, dass sie auch hier zahlreicher vertreten sind.

Cytogonie.

Die Zoosporen von *H. pluvialis* vermehren sich nur agamogen. Gewöhnlich entstehen vier Agameten im Agametangium des Agamonten. Es finden sich gelegentlich mehr, manchmal indes auch nur zwei. Der Teilungsmodus soll ziemlich willkürlich sein. COHN (1850) schrieb S. 102 (708): „Es scheint sowohl Längs- als Querteilung der Primordialzelle eintreten zu können.“ Er beruft sich auf seine Fig. 72B, die den Anfang einer Längsteilung, Fig. 33A, die eine beginnende Querteilung abbildet. HAZEN (1899) tritt für Querteilung ein: „After the first cleavage which is transverse, the division follows no constant rule.“

In WILLE's Gattungsbeschreibung (1903, S. 104) von *Haematococcus* heisst es dann unter Würdigung obiger Literatur: Die Zoosporen vermehren sich durch Querteilung.“ Vielleicht ist PERTY (1852) der einzige Untersucher von *H. pluvialis*, der ausschliesslich für Längsteilung eingetreten ist. Wenn man aber liest, dass PERTY mit Hinweis auf seine nebenan kopierte Figur (Fig. 11a) von einer typischen Längsteilung spricht, bei der sich die Hülle (*H*) mit teile, so ergibt sich daraus, dass er an Zwillingsformen den Teilungsvorgang verfolgt hat. Er hat indes damit nicht ganz Unrecht gehabt, denn gerade die anormalen Bildungen bei der Teilung lassen oft Schlüsse auf die normale zu. Das erschien mir nirgends so in die Augen springend wie bei HAZEN's Abbildung von Zwillingsformen[1]), die ich in Fig. 11b—e kopiert habe. Besonders Fig. 11c erscheint beachtenswert. Sie beweist, dass die Geisseln der Agameten an einer Stelle gebildet werden: halbiere ich die untere Hälfte längs und klappe sie um diese Längsachse, drehe ich ferner die obere

1) Hier erhebt sich die Frage, ob wir es mit Zwillingsagamonten oder Agameten zu tun haben. In ersterem Falle wäre an ein Persistieren der alten Hülle des Agametangiums, im zweiten an Neubildung der Zellwand zu denken (wie in BLOCHMANN's Fig. 10).

Hälfte um die Querachse der ganzen Figur, so fallen die Geisseln aufeinander, ebenso die zwei Haematochromflecke. Bei der oberen Hälfte ist nun entweder die Halbierung unterblieben oder der vierte Teil hat sich bereits losgelöst.

Haben wir die Sicherheit, dass die vier Geisselpaare derselben Stelle entspringen, so ergibt sich daraus, dass der Protoplast wie eine Apfelsine aufgeteilt wird, nur dass hier zwei aufeinander senkrecht stehende Teilungsebenen nur vier Spälten gebildet haben. Wie liegt nun diese „Apfelsine" im Agametangium, damit man die ursprüngliche Richtung der Teilungsebene ableiten kann? Die Folgestadien lassen das wegen der späteren Umlagerung des Chroma-

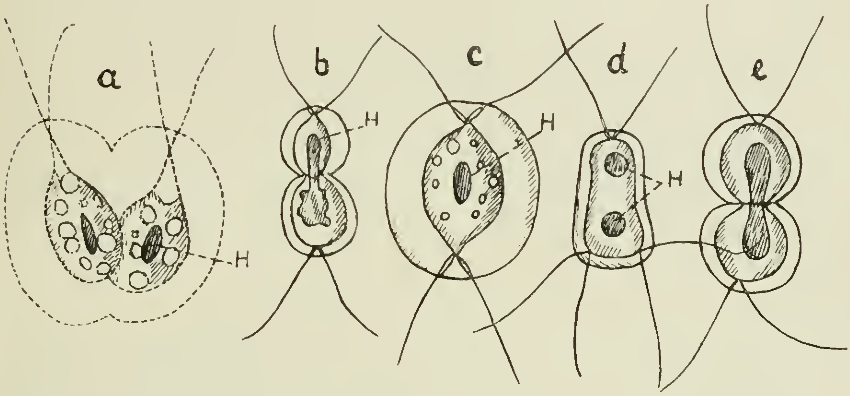


Fig. 11. Zwillingsformen von *Haematococcus pluvialis*. *a Hysginum pluviale* Perty (= *H. pluvialis*) nach Perty 1852. *b—e Sphaerella lacustris* (= *H. pluvialis*) nach Hazen 1899. *H. Haematochrom.*

tophors (Taf. XVI, Fig. 7, 8, 11) nicht mehr erkennen. Da finden sich alle möglichen Figuren, die durch Verrutschen und Verdrehen des Ganzen und seiner Teile hervorgerufen werden. Diese Stadien führen leicht irre, nicht aber die in Taf. XVI, Fig. 2a, 6, 3, 4 abgebildeten. Erstere zeigt die beginnende Längsteilung, Fig. 6 einen vielleicht mit der Zweiteilung abschliessenden Agamonten, die beiden letzten Figuren die Zerlegung in vier Teilstücke. Der Protoplasmakörper hängt wie bei den anderen *H*-Arten an einem längeren oder kürzeren Faden, der ihn mit der Geisselbasis verbindet.

Längsteilung.

H. pluvialis vermehrt sich also durch Längsteilung (vgl. COHN, 1850, Fig. 72). Bei vielen Agamonten waren die Farbkörnchen des Stigmas oft ganz unregelmässig verteilt und auch die Konturen des

Stigmendreiecks schon sehr unregelmässig, so dass das ganze Organ in der Auflösung begriffen schien. Ein solches altes Stigma ist oft in einem Teilgebilde des Agametangiums noch lange zu sehen, verschwindet aber im Agameten, so dass Häufungen wie bei *H. Droebakensis* und *H. Bütschlii* nicht vorzukommen scheinen. Wenn auch möglicherweise einmal Teilung des Stigmas stattfindet, und nur zwei Agameten von vier ihren Augenfleck neu bilden, so ist wohl die Neubildung an sich als erwiesen zu betrachten und jedenfalls vorherrschend.

Es sei noch mit Bezug auf Taf. XVI, Fig. 2b erwähnt, dass eine Abplattung des Protoplasmakörpers eine seltene Erscheinung ist. Ob sie mit der Agamogonie in Beziehung steht, wie COHN (1850) in der Erklärung seiner ganz ähnlichen Fig. 33 angibt, oder ob Individuen am Rande des Kulturglases beim Verdunsten des Wassers hängen bleiben und dann abgeplattet werden, kann ich nicht entscheiden, doch ist letzteres wahrscheinlicher.

Aus Zoosporen von *H. pluvialis* scheinen nach der Literatur niemals Gameten hervorzugehen. Ich habe dieselben auch in keiner Kultur aufgefunden. Gametenähnliche Gebilde gehen indes aus den Dauerzellen hervor, die daher zunächst besprochen werden sollen.

Dauerzustände.

Es ist bisher bei *H. pluvialis* nur ein Dauerzustand bekannt, die Aplanospore. Sie bildet sich in der üblichen Weise, wie das von COHN mit treffenden Abbildungen veranschaulicht ist (1850, Fig. 92, 111). Aus den Aplanosporen, die in 1 bis 2 Monaten zur Keimung heranreifen unter Bildung von mehr oder weniger Haematochrom um den Zellkern, können dann bekanntlich allerlei Verjüngungsformen entstehen, besonders Mikrozoosporen[1]) und palmelloide Zustände.

Mikrozoosporen werden bis 10 μ lang, bis $8^1/_2$ μ breit[2]) und haben zwei Geisseln, die 17 μ Länge erreichen (Tab. III). Sie entstehen zu 16 oder mehreren aus der Aplanospore (Taf. XV, Fig. 3a und b) und sind grün oder rot gefärbt. Meist enthalten diese nackten eiförmigen (Taf. XV, Fig. 4a) ellipsoidigen (Taf. XV, Fig. 4b) oder birnenförmigen (vgl. meine Fig. 9b, 1907) Mikrozoosporen einen zarten Chromatophor, gelegentlich mit kleinen Chlorophyllkörnchen und Stigma (Taf. XV, Fig. 4b) und den Nucleus mit Nucleolus. Sie

---

1) Ich nenne diese Gebilde Mikrozoosporen, weil ihre Kopulation nie beobachtet werden konnte.

2) WILLE (1903, S. 105) hat die Zahlen für die Wiener Linie versehentlich beibehalten: „Länge 1—3,5 μ“ würde also umgerechnet „Länge 3,3 – 8,8 μ“ heissen müssen.

entwickeln sich nach eintägigem Schwärmen zu Mikroaplanosporen (Taf. XV, Fig. 4c), die zur normalen Grösse der Aplanosporen heranwachsen. Die letzteren können ungeheure Ausdehnung gewinnen (bis 80 μ) und trotzdem noch ungeteilt sein. In diesem Stadium können der Nucleus 28, der Nucleolus $8^1/_2$ μ erreichen; ersterer lässt gelegentlich im optischen Querschnitt und in der Oberflächenansicht ein feines Netzwerk erkennen (Taf. XVI, Fig. 13). Nucleoli zeigen manchmal mehrere weisse Kügelchen (*fl*), die auf irgendwelche Einlagerungskörper schliessen lassen. Pyrenoide zählte ich in einem Exemplare von 63 μ Durchmesser bis zu 42 Stück, es findet also erst Pyrenoidvermehrung, hinterher erst die Kernteilung statt (Taf. XV, Fig. 7). Der Chromatophor ist bei den grossen Aplanosporen oft sehr gut zu studieren (Taf. XV, Fig. 13a) und zeigt nicht selten das schönste grüne Röhrengerüst, das dem der Zoosporen und Agameten (Taf. XV, Fig. 10) aller *H*-Arten gleicht. Dieses Gerüst kann winzige Stärkekörner führen (Taf. XV, Fig. 13a—b), die eine rundliche oder längliche Gestalt haben (Taf. XV, Fig. 13c). Ob sie den Chromatophorröhren aufliegen, oder innerhalb der Röhren ihren Sitz haben, konnte bei ihrer Kleinheit nicht festgestellt werden.

Die Oberfläche einer Aplanospore ist oft wie schraffiert in verschiedenen Richtungen (Taf. XII, Fig. 9). Die Schraffierung scheint nichts anderes zu sein als der zusammengefaltete Chromatophor. Manchmal teilt sich eine Aplanospore in etwa 60 Teile (Taf. XV, Fig. 8) und verharrt in diesem Stadium, von der mehrschichtigen unregelmässig erweiterten Hülle umgeben. Da die Teilaplanosporen sich innerhalb der Mutterhülle mit einer mehr oder weniger dicken Hülle umgeben können und längere oder kürzere Zeit in Ruhe verharren, so haben wir hier einen palmelloiden Zustand. Aus jeder Aplanospore gehen später wieder eine oder mehrere Zoosporen hervor, so wie es durch COHN festgestellt wurde. Ich sah häufig (Taf. XVI, Fig. 17) den Plasmakörper an einer Seite hervortreten. Die alten Hüllen blieben dann zurück; gewöhnlich aber teilte sich die keimende Aplanospore vorher in vier oder mehrere Teile, welche sich zu Zoosporen ausbildeten und der Membran entschlüpften.

Was die Gamogonie von *H. pluvialis* anbelangt, so ist es sonderbar, dass sie stets vermutet, aber niemals festgestellt worden ist.

Während sich bei allen übrigen Arten leicht Gameten einstellten, finden sich bei *H. pluvialis* nur gelegentlich jene kleinen aus Aplanosporen entschlüpfenden nackten Zellen, die aber anscheinend keine Gameten, sondern Mikrozoosporen sind. Denn dass sie nackt sind, ist kein Beweis für ihre Gametennatur, da auch die Agameten oft nackt entschlüpfen können.

Unter Benutzung dieser Ergänzungen ist die bisherige Artdiagnose (vgl. WILLE 1903, S. 105) nun etwas anders zu fassen.

Haematococcus pluvialis Flotow.

Die Zellwand der Zoospore ist stumpf oval und steht gewöhnlich überall weit vom Zellkörper ab. Die glockenförmige Warze am vorderen Pole der Zelle, sehr ausgeprägt bei jungen Zoosporen, verläuft bei älteren meist in die Peripherie der Zellwand. Zwei lange, sehr schmale, nach innen sich ein wenig verjüngende Röhren für die Geisseln bilden einen rechten bis stumpfen Winkel miteinander. Länge der Zoosporen bis 63 μ, Breite bis 51 μ. Der Zellkörper ist birnenförmig bis oval mit[1]) (rings in die Zellwand ausstrahlenden einfachen oder an der Spitze zweiteiligen) farblosen Plasmafortsätzen. (Dem etwas zugespitzten Vorderende entspringen zwei) Geisseln, bis 33 μ lang (etwa von der Länge des Zellkörpers, die durch die Geisselröhren hindurchgehen). Das meist sehr blasse (rötliche) Stigma hat eine Länge bis 13 μ, eine Breite bis $1^1/_2$ μ und liegt in Höhe des Äquators der Zelle oder ein wenig höher. Es hat, von oben gesehen, die Form eines sphärischen, von der Seite die eines spitzwinkligen Dreiecks.

Zahlreiche contractile Vacuolen (sind in die obere Schicht des Chromatophors eingebettet). Der Chromatophor (liegt in der peripheren Schicht des Zellplasmas), ist dickwandig und besteht aus einem zarten grünen Röhrengerüst, das sich nicht in die Plasmafortsätze erstreckt. Er enthält mehrere, meist 4 bis 6 Pyrenoide. Die vom Chromatophor gebildete zentrale Höhle nehmen ein: der Zellkern, der meist im Mittelpunkte der Zelle liegt, und oft Leibesvacuolen, die ihn umgeben. Haematochrom ist meist vorhanden in beweglichen und unbeweglichen Formen und bevorzugt das Gebiet des Zellkerns. Aplanosporen und palmelloide Zustände finden sich. Dieselben haben glatte Membran. Die Vermehrung der Zoosporen geschieht durch Längsteilung und zwar nur agamogen, meist durch Bildung von vier Agameten. Aus Aplanosporen können sich 16 und mehr Mikrozoosporen entwickeln, Länge 10 μ, Breite $8^1/_2$ μ, Geisseln bis 17 μ lang. Mikrozoosporen sind rot oder grün, nackt, eiförmig, ellipsoidig oder birnenförmig. Gamogonie nicht beobachtet, Verbreitung: wahrscheinlich kosmopolitisch. *H. pluvialis* kann in dem Nährmedium der übrigen *H*-Arten gedeihen, ist aber in der Natur sehr gering konzentrierten Nährmedien angepasst und dann gewöhnlich haematochromreich. Vorwiegend autotrophe Lebensweise.

---

1) Bedeutung der Klammern s. Anmerkung bei der Artdiagnose von *H. Droebakensis*.

D. *Haematococcus Bütschlii* Blochmann im Vergleich mit *H. Droebakensis* und *H. pluvialis.*

Bevor die Gattungsmerkmale aus den drei Artdiagnosen abgeleitet werden können, ist ein Vergleich mit *H. Bütschlii* notwendig. Zunächst haben alle *H.*-Arten denselben Bau des Chromatophors, eine dickwandige Hohlbirne, die von einem grünen Röhrengerüst durchzogen wird. Ebenso besitzen alle ein Stigma und gewöhnlich die weit abstehende äussere Membranschicht, in welche zahlreiche Plasmafortsätze aus dem Zellkörper hineinstrahlen. Alle Arten besitzen mehrere contractile Vacuolen. Die Zweizahl der Pyrenoide haben zwei *H.*-Arten miteinander gemein, nämlich *H. Bütschlii* und *Droebakensis.* Beide weichen aber voneinander ab in: Form und Lage des Stigmas, Form der Membranwarze und vor allem Zahl und Lage der contractilen Vacuolen: Das Stigma hat bei *H. Bütschlii*, von oben gesehen, Halbmondform, bei den beiden anderen sphärische Dreiecksform. Bei ersterer liegt es normal in der Höhe des vorderen Pyrenoides, bei letzterem kurz vor dem Äquator. Die Membranwarze hat bei *H. Droebakensis* und deren Varietät Sattelform, bei *H. Bütschlii* sind nur zwei Röhren vorhanden, die der Membran aufliegen. Die contractilen Vacuolen treten bei *H. Bütschlii* in Zwei- bis Dreizahl, bei *H. Droebakensis* in Vielzahl auf. Bei ersterer liegen sie im ersten Drittel der Zelle, bei letzterer über die ganze Oberfläche verbreitet. Es ist nun die Frage, ob nicht einige dieser Abweichungen nur das Produkt subjektiver Deutung optischer Eindrücke sind, und daher eine Identität der Arten *H. Bütschlii* und *Droebakensis* vorliegt. Dies hielt SCHMIDLE nach einer meiner Zeichnungen für wahrscheinlich. Diese Vermutung findet ihre Stütze durch die Veränderlichkeit der Individuen in Form und Bau unter dem Einflusse verschiedener Nährmedien[1]); doch halte ich mich nicht eher für berechtigt, eine Identität zu vertreten, bis die Verhältnisse bei *H. Bütschlii* einer erneuten Prüfung unterzogen sind.[2]) Ich habe mir leider den letzteren Organismus von der Originalfundstätte nicht verschaffen können. Bezüglich der Zahl der contractilen Vacuolen werde ich einstweilen bei der Gattungsbeschreibung nur von Mehrzahl sprechen, da *H. Bütschlii* nur 2 bis 3 Stück besitzen soll.

1) Ich erwähne die Vierzahl der Plasmafortsätze, die bei den *H. Droebakensis*-Zoosporen der dem Naturmedium entnommenen Probe vorherrschte, und damals den Gedanken an eine Identität der beiden Spezien ausschliessen musste. Ringsum ausstrahlende Plasmafortsätze erschienen erst, als nach einem Vierteljahre junge Zoosporen durch Keimung gezüchtet worden waren.

2) Bemerkenswert ist, dass die Bildung von Aplanosporen für *H. Bütschlii* speziell verneint ist (BLOCHM. 1886, S. 18).

Ich halte das Vorkommen derselben in Mehrzahl und ihre Lage an beliebigen Stellen des peripheren Chromatophors für gattungstypisch.

II. Biologisches.

Einige Bemerkungen, die sich auf die Biologie der Haematococcen beziehen, sind schon in die früheren Abschnitte eingeflochten. Es sollen hier nur in kurzen Zügen einige Beobachtungen, die gelegentlich gemacht sind, zusammengestellt werden.

Ein buntes Durcheinander von Tatsachen hat sich ergeben mit Bezug auf Zusammenhang zwischen Agamogonie und Gamogonie, auf Phototaxis, Reaktion auf verschiedene Nährmedien usw. Welcher von den vielen einwirkenden Faktoren, die die einzelnen Erscheinungen auslösen, in jedem Falle die Hauptrolle spielt, Licht, Temperatur, Nahrungsstoffe, Jahreszeit, Luftdruck, absorbierte Gase usw., das festzustellen, muss eine Aufgabe der Zukunft sein.

Wichtig ist, dass es gelungen ist, einen geschlossenen Entwicklungszyklus bei *Haematococcus* in künstlichen Nährmedien zu verfolgen. Zeitraubende Sterilisierung der Nährmedien ist auch bei Anwendung organischer Substanzen, Asparagin, Zucker, Stärke usw. nicht durchaus notwendig. Der Haematococcus will diese Stoffe gar nicht in frischem Zustande, er lässt dieselben doch erst durch Bakterien umwandeln. Keine Nährlösung mit ausschliesslich organischen Substanzen erzeugte mir, frisch angewandt, eine lebensfrische Algenvegetation. Anorganische Lösungen waren dagegen sogleich zu verwenden und gestatteten bei *H. Droebakensis* eine ganz leidliche agamogene Vermehrung der Zoosporen, bei *H. pluvialis* eine sehr gute.

Die Gamogonie[1]) blieb entweder aus oder trat doch sehr zurück, so dass selten eine einwandsfreie Kopulation zu sehen war. Es hilft eine Agarunterlage (1 pCt.), die ich nach Richter's (1903) für Diatomeen verwendete Methode mit Nährsalzen beschickte. Im Reagenzglase mit viel Agar, wenig (2—3 *ccm*) Nährmedium (Knop 0,2—0,35 pCt.) konnte die Vermehrung zunächst einige Zeit agamogen, dann aber auch gamogen beobachtet werden.

Rote Zoosporen von *H. pluvialis* wurden unter diesen Kulturbedingungen grün (Knop 0,2 pCt. auf Agar 1 pCt.). Lässt man den Agar fort, so verharrt ein Teil des Haematochroms hartnäckig in den Zellen. In beiden Fällen war die Dauer der beweglichen Zustände verschieden. Agarunterlage verkürzt den Zoosporenzustand, alleinige Anwendung von Knop 0,2 pCt. verlängert ihn bis über

1) Gamogonie bezieht sich nur auf *H. Droebakensis*.

$^1/_2$ Jahr (vielleicht wäre noch keine Änderung eingetreten, wenn nicht inzwischen *Chlorella* und *Scenedesmus* sich eingestellt und die Nahrung mit verbraucht hätten). Die in erschöpftem Kulturwasser gehemmte Vermehrungsfähigkeit kann natürlich durch Übertragung der Zoosporen in frische Nährlösung wieder angefacht werden. Es gelang auf diese Weise von Anfang Februar bis Dezember 1907 stets Zoosporen zur Verfügung zu haben, was für die Kontrolle der Untersuchungsergebnisse ein nicht zu unterschätzender Vorteil war.

H. pluvialis ist mit der autotrophen Lebensweise zufrieden, vermehrt sich dabei ziemlich gut agamogen. Etwas organische Nahrung (z. B. Kuhmist) verträgt er indes gut und entwickelt kräftige Zoosporen, aber gamogene Vermehrung erfolgt trotzdem nicht. Ob letztere bei *H. pluvialis* überhaupt vorhanden ist, wage ich zu bezweifeln. Als einzige Andeutung von gamogener Vermehrung betrachtete man bislang die Bildung von Mikrozoosporen aus Aplanosporen bei der Keimung. Man bezeichnete diese kleinen Schwärmer sogar direkt als Gameten. Berechtigt ist das nicht, solange keine Kopulation gesehen worden ist.

Über die Ursachen der Entstehung von Mikrozoosporen hat HAZEN (1899) folgendes festgestellt: Es trocknet das Wasser im Kulturglase bei trockener Zimmerluft schneller aus als bei feuchter Luft. So trocknen die Aplanosporen also am Rande des Kulturgefässes schneller ein, als unter natürlichen Bedingungen im Freien; werden solche vor der Zeit gereifte Aplanosporen nun wieder mit Wasser übergossen, so entwickeln sich fast immer zahllose Mikrozoosporen. Ich kann das bestätigen (vgl. Bemerkungen zu Tab. III). Zur Erklärung dieser Erscheinung kann ich nichts beitragen.

Was bei *H. pluvialis* auch nicht mit organischen Stoffen gelingt, ist bei *H. Droebakensis* ein leichtes. Will man Gamogonie hervorrufen, so genügt ev. Agarunterlage; besser kommt man schon zum Ziele, wenn man z. B. Saccharose zusetzt, und zwar auf 3 *ccm* einer 0,5 pCt. Knoplösung etwa 1 *ccm* 1 pCt. Saccharoselösung. Es bildet sich bald ein Pilzrasen, den man abhebt. Nach 14 Tagen kann man diese Lösung mit Algen beschicken, die ganz gut gedeihen, auch Gamogonie zeigen. Befriedigend ist auch dies nicht. Auch einzelne Zusätze anderer Art, Stärke, Asparagin boten keinen besonderen Ausfall. Von zusammengesetzten Nährlösungen späterer Versuche habe ich nur eine mit einigen Erfolge verwerten können:

8 Teile	. . . .	$Ca(NO_3)_2$
3 „	. . . .	$MgSO_4$
2 „	. . . .	KH_2PO_4
2 „	. . . .	KNO_3
1 Teil	. . . .	K_2SO_4

1 Teil	. . . .	K_3PO_4
1 „	. . . .	$CaSO_4$
1 „	. . . .	NaCl
5 Teile	. . . .	Saccharose
5 „	. . . .	Asparagin

Diese Mischung (0,71 pCt.) wird mehrmals auf 60° erwärmt, auf 1 pCt. Agar aufgegossen, der sich in einem Reagenzglase oder Erlenmeyerkolben befand und mit einem Tropfen aus der Mutterkultur geimpft. Die Zoosporen vergehen in der frischen Nährlösung; die mit ihnen hineingeratenen Bakterien aber gedeihen und wandeln allmählich, im Sommer schneller als im Winter, das Gemisch in den für die Haematococcen erwünschten Zustand um.

Währendem infiziert man von Zeit zu Zeit wieder mit Mutterkultur und erhält dann früher oder später explosivartig eine Algenvegetation. Zum Beweise, dass dieser Nährboden den Algen zuträglich war, führe ich die Vermehrungsschnelligkeit an:

25. April	. . . .	1/5 *cmm* Zoosporen, d. h. 1 Zoospore auf 5 *cmm*
4. Mai	. . . .	48/5 *cmm*
10. „	. . . .	349/5 „

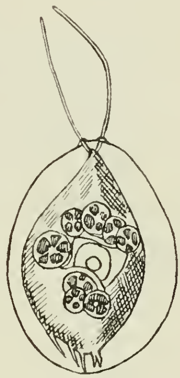
Die Messungen mussten abgebrochen werden, weil nach 14 Tagen in der Regel die ersten Dauerzustände sich finden, und auch die Gamogonie stark einsetzen kann, wodurch die Zoosporenzahl reduziert wird.

Die Vermehrung war in diesem Falle in 15 Tagen über viermal durch Vierteilung erfolgt: 1; 4; 16; 64; 256.

Also kamen in 15/4 Tagen alle Zoosporen einmal zu Vermehrung, jeden Tag also etwa 4/15 der ganzen Zoosporenzahl, d. h. etwa 27 pCt., was entschieden kein geringer Prozentsatz ist.

Ich versuchte dann aus der Lebensweise dieser Volvocaceen in der Natur einige Schlüsse auf die Ernährungsverhältnisse zu ziehen. In Lyngör fand sich ein buntes Gemisch aller Gattungen von Volvocaceen, die in den Steinmulden sehr schnell auftauchten, aber ebenso schnell verschwinden konnten, wenn die oft geringe Wassermenge verdunstete. Auf den Felseninseln, wo Vieh weidete, waren besonders häufig *Chlamydomonas* und *Haematococcus*-Vegetationen in den Steinmulden Alle Arten von tierischen Exkrementen scheinen überhaupt die diesen Algen notwendigen Nährstoffe zu enthalten. Ich habe z. B. mit Kuhmist operiert und mit dem besten Erfolge. Zwei Monate alte Zygoten von *H. Droebakensis*, die in einer Samendüte aufbewahrt waren, wurden in 14 Tagen mit Wasser, dem etwas Kuhmist zugesetzt war, in einem Reagenzglase zur Zoosporenbildung

gebracht. Es dauerte nur wenige Tage nach dem Erscheinen der ersten Zoosporen, so war die Flüssigkeit grün gefärbt. Zuerst wurde fast nur agamogene Vermehrung konstatiert; dann trat aber ein Generationswechsel ein, z. B. begannen dann nachmittags schon die ersten Teilungen der Gamogonie, 8 Uhr abends waren die vorgerückten Stadien vorherrschend, bis 4 Uhr morgens (August) zahlreiche Kopulationen. Danebenher ging die Agamogonie, die abends mit den ersten Teilungen begann und dann bei Tagesanbruch mit einem massenhaften Ausschwärmen endigte. So regelmässig blieb es nur etwa 8 Tage, dann nahm der Vermehrungskoeffizient überhaupt etwas ab, Agamogonie trat wieder in den Vordergrund, und so blieb es fast noch 4—6 Wochen, bis die Erschöpfung des Nährmediums eintrat und den Rest der Zoosporen zur Aplanosporenbildung zwang. Der Zeitpunkt, wann die eine, wann die andere Vermehrungsart beginnt oder abschliesst, ist, wie BLOCHMANN bereits festgestellt, ganz verschieden; es ist gewiss eine ganze Reihe von Faktoren, die bei der Auslösung der verschiedenen Reize mitwirken: Licht, Wärme, Nahrung werden hauptsächlich mitsprechen. Es wird aber noch manches Experiment erforderlich sein, ehe man die Grenzen der Einzelwirkung des einen oder anderen Faktors festgestellt hat.


Fig. 12.

Zu erwähnen ist, dass sich die Pyrenoide in KNOP'scher Nährlösung häufig vermehren können; das kann fast zu einer Krankheit werden; wie nebenstehende Fig. 12 zeigt. Neun Pyrenoide fanden sich hier bei einer *H. Droebakensis*-Zoospore, die normal nur zwei Stück besitzt. Diese Pyrenoide liegen hier spiralig um den Zellkern gruppiert. Der Stärkemantel der Pyrenoide erscheint hier gut ausgebildet.

Der Gattungsbegriff (vgl. WILLE, 1903) würde auf Grund vorliegender Untersuchungen etwas enger gezogen werden müssen:

III. Gattungsbegriff *Haematococcus* Agardh.

Die Zoosporen sind einzeln lebend, von ovaler Form. Eine Zellwand umgibt sie als ovaler Mantel, dessen festere etwa $^1/_3$ μ dicke glatte Aussenschicht sich weit abheben kann, zwischen sich und dem Protoplasmakörper ein Medium von sehr dünner Konsistenz einschliessend. Vorn ist sie mit zwei Röhren versehen zum Durchtritt für die beiden Geisseln. Der Protoplasmakörper kann zahlreiche, verzweigte, dünne Plasmafortsätze in die Zellwand ausstrahlen.

Chromatophor mehr oder weniger dickwandig, aus einem feinen grünen Röhrengerüst bestehend. Ein rötliches Stigma stets vorhanden. Pyrenoide zwei oder mehrere. Contractile Vacuolen mehrere. Sie liegen nicht wie bei den Arten der Gattung *Chlamydomonas* direkt unter der Membranwarze, sondern an beliebigen Stellen in der äusseren Schicht des Chromatophors und pulsieren unabhängig von einander. Die Zoosporen vermehren sich in der Bewegung, durch Längsteilung, oder modifizierte Längsteilung. Aplanosporen sind vorhanden und haben glatte Membran. Palmelloide Zustände können vorkommen. Vermehrung agamogen und gamogen. Bei *H. pluvialis* bisher nur Agamogonie festgestellt. Gameten ohne Geschlechtsunterschied. Zygote mit glatter Membran.

Wollen wir die Gattungsmerkmale, mit dem wichtigsten beginnend, kurz aufzählen, so ergibt sich die Reihe:

1. contractile Vacuolen: Lage und Zahl sind veränderlich.
2. Protoplasmakörper: mit Fortsätzen.
3. Membran: dicker aber spezifisch geringwertiger Mantel mit dünner Aussenschicht, Geisselröhren.
4. Chromatophor: zartes grünes Röhrengerüst in wandständiger Schicht im Protoplasmakörper.

IV. *Haematococcus* Agardh und *Stephanosphaera* Cohn.

Auf die Ähnlichkeit der morphologischen und physiologischen Verhältnisse dieser beiden Gattungen machte schon Cohn (1852), der Entdecker von *Stephanosphaera*, aufmerksam. Die späteren Forscher sind ihm darin gefolgt: Hieronymus (1887, S. 73), Blochmann (1886, S. 5), Schmidle (1903). Meine Beobachtungen bestätigen die Ähnlichkeit beider Gattungen. Der Chromatophor von *Stephanosphaera* (Taf. XV, Fig. 9a und b) hat das feine Röhrengerüst (*chls*), das in die Plasmafortsätze hineinwachsen kann die beiden Pyrenoide zeigen den bei *Haematococcus* beschriebenen Bau; zahlreiche contractile Vacuolen liegen, im Chromatophor eingebettet, über die ganze Peripherie zerstreut, die Gebiete der Plasmafortsätze bevorzugend[1]). Das Stigma ist meist ein wenig rundlicher, wie bei *Haematococcus*-Arten, doch ist die sphärische Dreiecksform auch hier als typisch zu bezeichnen. Taf. XV, Fig. 5a stellt eine reife Dauerzelle dar, die sehr an *H. pluvialis*-Aplanosporen

1) In der Literatur finden sich keine Angaben über das Vorhandensein contractiler Vacuolen, welche also wohl bisher wegen ihrer Kleinheit übersehen worden sind. Cohn (1854) erwähnt S. 203, er habe bei *Stephanosphaera* keine Spur von contractilen Organen auffinden können.

erinnert. Der Farbstoff scheint die ganze Kugel zu durchdringen. Bei stärkerer Vergrösserung tritt oft ein rotes Farbkörnchennetz auf der Oberfläche hervor (Taf. XV, Fig. 5b), das die Körnchen in zitternder Bewegung zeigt. Dieses Netz ist körperlich als Gerüst aufzufassen. Es durchzieht die Kugel und scheint häufig um den Kern herum in ein homogener tingiertes Gebiet überzugehen. Die Bildung des Farbstoffes ist jedenfalls an das Trophoplasma gebunden, und es sind wahrscheinlich die dunklen Körnchen dieser Plasmasubstanz, die sich gelegentlich färben können. Der Teilungsmodus der Agamonten gibt das gleiche Bild wie bei *H. Droebakensis*, wobei noch besonders interessiert, dass das Stigma seine übliche Wanderung nach dem vorderen geisseltragenden Pole macht, ehe die erste zur Längsachse mehr oder weniger geneigte Wand auftritt. Darauf legte OLTMANNS (1904, S. 150) noch besonderes Gewicht, ehe die Gattungen *Stephanosphaera* und *Haematococcus* in noch nähere Beziehung gebracht werden dürften. Sollte sich meine Vermutung bestätigen, dass der Lage und Mehrzahl der contractilen Vacuolen für die Verwandtschaft dieser Gattungen entscheidendes Gewicht beizumessen ist, so steht der Näherung der zwei Gattungen nichts im Wege.

Es könnte dann mit SCHMIDLE die Unterfamilie „*Sphaerellaceae*[1]) der *Chlamydomonadeae* geschaffen und das folgende systematische Bild vertreten werden:

Familie *Chlamydomonadeae*.
Unterfamilie: *Sphaerellaceae*.

1. Gattung *Haematococcus*.
   Arten: *H. pluvialis*,
   H. Bütschlii,
   H. Droebakensis,
   H. Droebakensis var. *fastigatus*.
2. Gattung *Stephanosphaera*.
   Art: *St. pluvialis*.

V. *Haematococcus* und *Chlamydomonas*.

Diese beiden Gattungen konnten bislang nur schwer getrennt werden (WILLE, 1903, S. 99—101). Als einziges brauchbares Unterscheidungsmerkmal bezeichnete WILLE die Plasmafortsätze. Alle anderen bisher herausgearbeiteten Gattungscharaktere seien un-

1) Dem Namen *Sphaerella* musste zwar das Prioritätsrecht für die Gattung abgesprochen werden, aber er könnte wenigstens, geknüpft an die Unterfamilie, im lockeren Zusammenhange mit *Haematococcus* bleiben.

brauchbar, da sie in beiden Gattungen in gleicher Weise auftreten könnten. Die Fähigkeit, Plasmafortsätze zu bilden, als solche ist jedenfalls von grossem Werte für die Untersuchung der zwei Gattungen. Ein sicheres Unterscheidungsmittel liefern aber die contractilen Vacuolen. Letztere sind stets vorhanden, während Pseudopodien oft fehlen können. Bei *Chlamydomonas* ist die Zweizahl der contractilen Vacuolen vorherrschend, nur bei *Chlamydomonas Pertyi* Gorosch. sind mehrere (zuweilen bis 15 Stück, vgl. Gorosch, 1891, S. 13) im vorderen Drittel gesehen worden. Ich habe ebenfalls kürzlich eine neue *Chl.*-Art mit vier solchen Organen angetroffen. Alle aber liegen der Geisselbasis mehr oder weniger genähert, während bei *Haematococcus* keine derartige Polarisierung der pulsierenden Organe nachzuweisen ist. Die beliebige Lage mehrerer contractiler Vacuolen bei *Haematococcus* gegenüber der bestimmteren Lage von zwei, selten mehreren contractilen Vacuolen bei *Chlamydomonas* ist also, solange keine Ausnahmen bekannt werden, wohl das sicherste Merkmal zur Unterscheidung der Gattungen *Haematococcus* und *Chlamydomonas*. Bevor sich indes weitere Gattungscharaktere für *Chl.* ergeben können, müssen erneute Untersuchungen die Lücken in den Artbeschreibungen (vgl. Wille 1903) ausfüllen. Dass dann die über 30 Arten zählende Gattung von neuen Gesichtspunkten aus zu gruppieren sein wird, so wie es, vielleicht zu früh, Schmidle (1903) schon begonnen hat, ist vorauszusehen; besonders wenn sie ein Sammelplatz wird für alle Arten, die man in anderen Gattungen der Chlamydomonadeen nicht unterbringen kann[1]). Die Gruppierung wird äusserst erschwert, weil die *Chlamydomonas*-Arten in allen Richtungen variieren, überhaupt noch in lebhafter Entwicklung zu sein scheinen.

VI. *Chlamydomonas nivalis* (Bau.) Wille.

Wille (1903) hatte den Beweis geführt, dass die rote Schneealge (*Sphaerella nivalis* (Bau.) Sommerfelt) keine *Sphaerella*- bzw. *Haematococcus*-Art sei, da sie 1. keine Plasmafortsätze bilde, 2. eine Membran von festerer Konsistenz habe, als es bei *H.*-Arten der Fall

1) Goroschankin (1905) schreibt z. B. im Interesse seiner *Chl. coccifera*: „Meine Untersuchungen über die Familie der Chlamydomonadeen haben mich zu der Überzeugung von der Unhaltbarkeit der heute giltigen Umgrenzungen der Gattungen dieser Familie gebracht, zugleich aber auch mich darin bestärkt, dass für eine besser begründete Systematik der Familie es noch so mancher Untersuchung bedarf. Deshalb will ich auch jetzt dem von mir gefundenen Vertreter der *Chlamydomonadinae* keinen neuen Gattungsnamen geben, sondern ihn vorläufig unter die Gattung *Chlamydomonas* stellen.

sei, 3. zwei contractile Vacuolen besitze, deren Lage mit der bei typischen *Chl.*-Arten üblichen (im Gebiete der Geisselbasis) mehr übereinstimme.

G. S. WEST, 1904, bestreitet die Notwendigkeit dieser Umtaufung: „*Sphaerella nivalis* Sommerfelt, which can scarcely be specifically distinguished from *Sph. lacustris*“ (= *H. pluvialis*) „is the, Red Snow plant“. Es wird indes kaum möglich sein, die rote Schneealge in der Gattung *Haematococcus* zu belassen, da sie nur zwei contractile Vacuolen und diese an der Geisselbasis trägt, während sich bei allen *Haematococcus*-Arten mehrere an beliebigen Stellen des peripheren Chromatophors vorfinden. Sie ist daher als *Chlamydomonas*-Art anzusehen, solange sich Mehrzahl und Lage der contractilen Vacuolen als zuverlässiges Trennungsmerkmal behauptet[1]).

Schlussbemerkung.

Die Existenz mehrerer contractiler Vacuolen bei *Volvoccaceen* ist wohl bis jetzt nur für *Chlorogonium* bekannt. KRASSILSTSCHIK (1882) fand bei *Chlorogonium euchlorum* 12—16 Stück, ebenso spricht KLEBS (1883) von mehreren contractilen Vacuolen, die an bestimmten Stellen des peripherischen Cytoplasmas sich gefunden hätten. Ich glaube indes, die Lage der contractilen Vacuolen auch bei dieser Gattung mit dem Chromatophor in Verbindung bringen zu müssen.

SCHMIDLE legt vielleicht den contractilen Vacuolen zu wenig gattungstrennende Bedeutung bei, indem er *Chlorogonium euchlorum* mit 12—16 über den Chromatophor zerstreuten contractilen Vacuolen und verschiedene *Chlamydomonas*-Arten mit nur zwei am vorderen

1) Mit der Sicherstellung der roten Schneealge als *Chlamydomonas*-Art hängt die strittige Frage zusammen, ob der Gattungsname *Haematococcus* oder *Sphaerella* zu wählen ist. Die Gattung *Sphaerella* ist von SOMMERFELT 1824 aufgestellt, ihr Typus war die rote Schneealge (*Sph. nivalis*); dazu kam dann u. a. die Regenalge. Da die Schneealge generisch mit *Chlamydomonas* zu vereinigen ist, so kann man wohl die Frage aufwerfen, ob nicht für *Chlamydomonas* Ehrb. (1833) der ältere Name *Sphaerella* (1824) einzusetzen sei. Dann fällt aber die Möglichkeit fort, den Namen *Sphaerella* für *Haematococcus* einzusetzen. Demnach kann bei Getrennthaltung beides *Genera* unmöglich *Sphaerella* für die Regenalge und deren Verwandte in Frage kommen. Leider ist auch AGARDH's *Haematococcus* (1828) nicht scharf (im modernen Sinne) definiert; indes hat VON FLOTOW (1844) den Namen in klarer Weise beschränkt, so dass sich eine Auffassung *Haematococcus Agardh* emendavit Flotow wohl halten lässt. Da alle diese älteren Algennamen unklare Begriffe sind, sollte man gerade in der Systematik der *Cryptogamen* die Priorität nicht zu weit treiben, sondern nur soweit als einigermassen klare Auffassungen und Diagnosen vorliegen. Da für mich eben *Haematococcus* im Sinne VON FLOTOW's die erste brauchbare Fassung ist, so habe ich in Übereinstimmung mit WILLE (1903) diesen Gattungsnamen benutzt.

Pole gelegenen contractilen Vacuolen zu einer Gattung *Chlorogonium* vereinigt. Meine gelegentlichen Beobachtungen der *Chlorogonium*-Arten haben mich eher in der Annahme bestärkt, dass die Gattung *Chlorogonium* eine weit grössere Verwandtschaft mit *Haematococcus* als mit *Chlamydomonas* hat; auch die Cytogonie in beiden Gattungen hat viele Berührungspunkte.

Wie steht es nun mit den systematischen Charakteren bei den *Volvocaceen* überhaupt, wie mit der Entwicklungsreihe?[1]). Die Anzahl der Geisseln scheint bei den niederen Formen grösser (*Polyblepharides*) zu sein als bei den höheren, wo sie bis auf 2 reduziert wird (vielleicht auf 1 bei *Mastigosphaera Gobii* Schew., 1893). Also muss *Carteria* als niedriger als *Chlamydomonas* angesehen werden, weil eine Vermehrung der Geisseln (nachdem sie reduziert sind) nicht annehmbar ist.

Die Anzahl contractiler Vacuolen ist bei den meisten Formen 2 (bei *Stephanoon Askenasii* Schew., 1893, und *Mastigosphaera Gobii* Schew., 1893 nach Autor nur 1), bei *Chlamydomonas Pertyi* Gorosch. (1893) mehr als 2, bei *Chlorogonium* 12—16, bei *Haematococcus* meist noch höher.

Lage der contractilen Vacuolen: Meist am vorderen Pole der Zelle, bei *Chlamydomonas Pertyi* im vorderen Drittel der Zelle, bei *Chlorogonium* und *Haematococcus* an beliebigen Stellen über den peripheren Chromatophor zerstreut.

Ob Vielzahl und beliebige Lage der contractilen Vacuolen die höhere, geringe Anzahl und bestimmte Lage die niedere Form charakterisiert, ist schwer zu beurteilen, solange die physiologische Bedeutung dieser Organe nicht erkannt ist. Denn es gibt Formen mit und ohne Pyrenoide, mit vielen und wenigen solchen Organen. Auch hier ist es schwer zu sagen, welche Formen die höheren sind. Vielleicht hat die Zahl der contractilen Vacuolen und der Pyrenoide nur geringe, die Lage dieser Organe grössere Bedeutung bei der Beurteilung dieser Fragen.

Es scheint indes verfrüht bei dem jetzigen Stande der *Volvocaceen*-Forschung auf diese Dinge schon jetzt näher einzugehen.

Auch die Untersuchung über die Gattung *Haematococcus* weist noch mehrere Lücken auf: Über Stoffwechselprodukte, Inhalt der Zellvacuolen, Bildung und Vermehrung, Entstehung, Verbleib und Funktion der Pyrenoide und der contractilen Vacuolen[2]), Ursachen

1) Eingehend hat sich u. a. Blackman (1900 und 1902) mit diesen Fragen befasst; er schliesst sich in vielem Wille an.

2) Von grosser Wichtigkeit ist es auch zu erfahren, wo und wie die Sauerstoffausscheidung bei *Haematococcen* stattfindet, vielleicht spielen contractile Vacuolen dabei eine Rolle.

Tabelle I.

Zoosporen von *Haematococcus Droebakensis.*

Nr.	Länge	Breite	Geissel	Stigma Länge	Pyrenoide Zahl	Pyrenoide Lage	Plasmafortsätze Länge Max.	Plasmafortsätze Zahl	Plasmafortsätze Lage
1. . . .	37,0	32,3	22,0	2,5	2	normal	7,0	11	ringsum
2. . . .	28,9	19,0	25,0	1,4	2	„	8,5	6	nur hinten
3. . . .	43,0	37,4	26,0	3,4	2	„	7,0	7	ringsum
4. . . .	35,7	23,8	25,5	2,2	2	„	5,0	3	nur hinten
5. . . .	36,0	21,3	24,0	2,2	2	„	8,0	7	hinten, 1 seitlich
6. . . .	31,5	17,0	23,8	1,7	2	„	10,0	4	nur hinten
7. . . .	37,4	20,4	24,0	2,0	2	„	11,9	4	„ „
8. . . .	38,0	20,0	22,1	—	2	„	8,5	4	„ „
9. . . .	40,0	26,2	22,1	—	2	„	10,2	10	ringsum
10. . . .	39,1	27,2	25,5	2,5	2	„	10,0	11	„
11. . . .	35,7	22,5	22,0	—	2	„	7,0	6	nur hinten
12. . . .	39,0	25,5	22,1	2,0	2		8,5	8	ringsum
13. . . .	35,7	24,0	26,0	2,5	1 + 3		6,8	6	nur hinten
14. . . .	35,5	18,7	20,4	—	1 + 2	normal	10,0	6	„ „
15. . . .	39,0	22,1	24,0	2,2	2 + 2		10,2	8	ringsum
16. . . .	37,4	25,5	25,5	2,2	1 + 2		5,1	8	„
17. . . .	40,8	29,8	27,0	3,4	2		6,8	8	„
18. . . .	39,1	27,2	23,8	3,0	1 + 2		5,1	6	„
19. . . .	30,6	17,0	23,5	2,0	3		8,5	6	nur hinten
20. . . .	26,4	13,6	17,0	1,7	2	normal	6,0	6	„ „
Durchschnitt	36,0	23,5	23,6	2,3					

Reagenzglaskultur angesetzt 27. März, Dauer des Zoosporenzustandes fast zwei Monate, grösste Anzahl der Zoosporen 530 Stück auf 1 *cmm.* Quantum des Nährmedium 2 *ccm.* Nährmedium (Knop) 0,3–0,4 pCt., Unterlage Agar 1 pCt.

der verschiedenen Arten der Fortpflanzung, ist so gut wie gar nichts ermittelt worden. Für einige dieser Untersuchungen wird das ernährungsphysiologische Studium eine wertvolle Hilfe sein.

Zusammenfassung der wichtigsten Resultate.

1. *Haematococcen* können bei geeigneter Ernährung ihren ganzen Entwicklungszyklus in einem Reagenzglase mit 2—3 *ccm* künstlichen Nährmediums normal durchlaufen. Folgende Entwicklungsformen

Tabelle II.

Zoosporen von *Haematococcus pluvialis.*

Nr.	Länge	Breite	Geissel	Nucleus	Nucleolus	Stigma Länge	Pyrenoide Zahl
1. . . .	23,8	18,5	24,6	—	—	⊙	1
2. . . .	32,3	28,9	32,3	—	—	—	4
3. . . .	30,6	25,5	23,8	8,5	3,0	—	4
4. . . .	30,6	27,2	+	9,3	2,5	6,8	4
5. . . .	34,0	28,9	29,7	10,2	2,5	—	6
6. . . .	28,9	23,8	30,6	5,1	1,7	—	3
7. . . .	24,6	17,8	23,3	{2 Kerne 3,8}	○	—	3
8. . . .	25,5	20,0	27,2	5,1	2,0	—	3
9. . . .	33,8	20,4	+	5,1	—	3,4	3
10. . . .	35,7	23,8	○	—	—	—	4
11. . . .	32,3	26,3	+	6,8	3,4	—	3
12. . . .	29,7	28,9	+	—	2,5	—	4
13. . . .	28,9	25,5	+	8,5	2,3	+	4
14. . . .	27,2	19,5	+	—	—	—	3
15. . . .	32,3	27,2	+	6,8	2,5	—	4
16. . . .	18,7	14,4	+	3,4	0,9	—	3
17. . . .	39,1	34,0	⊙	8,5	2,0	—	4
18. . . .	32,3	23,9	+	8,5	2,5	—	6
19. . . .	—	25,5	○	10,2	3,0	○	4

Nährmedium vgl. Tab. III. + Organ liegt zu ungünstig zum Messen. ○ Organ fehlt wahrscheinlich. — Organ nicht beobachtet.

wurden erzielt: Zoosporen, Agameten, Gameten, Zygoten als Produkt der Kopulation, Aplanosporen, palmelloide Zustände.

2. Die Membran der *Haematococcen* besteht nicht aus Cellulose. Der Anschein einer Cellulosereaktion wird dadurch erweckt, dass die durch Jod + Schwefelsäure teilweise gelöste, gebläute Stärke des Zellkörpers in die dünn konsistente Membransubstanz eindringt, diese färbt und blau erscheinen lässt.

3. Der Chromatophor der *Haematococcen* besteht aus einem zarten, grünen Röhrengerüst. Die Zwischenräume im Röhrengerüst werden von Trophoplasma durchtränkt, Vacuolen können aus dem Innern der Zelle vordringen und den Chromatophor stellenweise einengen, so dass der optische Oberflächeneindruck ein Chromatophornetz vortäuscht. Er umgibt aber stets bei normalen ausgewachsenen Zoosporen in einer dickeren oder dünneren Schicht die ganze Peripherie des Zellkörpers.

Tabelle III.

Mikrozoosporen von *Haematococcus pluvialis.*

Nr.	Länge	Breite	Geissel	Stigma Länge	Pyrenoide Durchmesser
1	8,4	6,3	16,1	1,9	2,8
2	9,1	7,7	15,4	—	2,1
3	10,1	6,6	14 0	2,8	1,05
4	8,4	8,4	16,8	2,8	2,8
5	9,1	7,0	16,8	2,5	—
6	9,8	7,0	2 Geisseln	2,5	2,8
7	8,1	7,0	2 Geisseln	3,0	—
8	9,8	7 0	14,0	2,8	3,0
9	8,4	7,7	2 Geisseln	2,8	—
10	9,8	8,4	2 Geisseln	—	2,8

Reagenzglaskultur angesetzt 15. Februar, Dauer des Zoosporenzustandes $1^1/_2$ Monate.

Quantum des Nährmediums 2—7 *ccm*. Ursprüngliches Nährmedium (KNOP) 0,2 pCt., Unterlage Agar 1 pCt.

15. Februar: Kultur angesetzt.
14. März: 2 *ccm* H_2O zugesetzt (abends).
15. März: Zahlreiche Mikrozoosporen (mittags).
24. März: 3 *ccm* H_2O zugesetzt (abends).
25. März: Zahlreiche Mikrozoosporen (mittags).

4. Die *Haematococcen* besitzen mehrere (bis 60 Stück) contractile Vacuolen, die an beliebigen Stellen in der obersten Schicht des Chromatophors eingebettet liegen und unabhängig voneinander pulsieren.

5. Eine bedingte Funktion des Nährmediums sind: Grösse, Dicke, Gestalt der Zoosporenmembran, Ausbildung des Chromatophors, Zahl und Ausbildung der Pyrenoide. (Die Häufung der Pyrenoide bei 2 pyrenoidigen *H.*-Arten lässt ihren genetischen Zusammenhang mit der mehrpyrenoidigen Art *H. pluvialis* deutlicher werden), Zahl und Ausbildung der Plasmafortsätze.

6. Die *Haematococcen* sind mixo- und autotropher Lebensweise angepasst. Bei autotropher Lebensweise tritt die Agamogonie in den Vordergrund. Bei *H. pluvialis* nur Agamogonie gesehen.

7. Die contractilen Vacuolen liefern bis jetzt das sicherste Unterscheidungsmittel zwischen den Gattungen *Haematococcus* und *Chlamydomonas*.

8. Die Gattungen *Stephanosphaera* und *Haematococcus* bilden mit SCHMIDLE (1903) zweckmässig unter dem Namen „*Sphaerellaceae*“ eine Unterfamilie der *Chlamydomonadeae* auf Grund der gleichartigen

morphologischen (Chromatophorstruktur und Lagerung contractiler Vacuolen) und physiologischen (Cytogonie im allgemeinen, Wanderung des Stigmas vor agamogener Vermehrung im besonderen) Verhätnisse.

9. Die rote Schneealge findet bei der jetzigen Fassung des Gattungsbegriffes keinen Platz in der Gattung *Haematococcus* und ist mit WILLE (1863) als eine *Chlamydomonas*-Art (*Chl. nivalis* (Bau.) Wille) anzusehen.

Benutzte Literatur.

1844. FLOTOW, J. v., Über *Haematococcus pluvialis* (Nov. Act. Acad. Leopold. Carol. XX. Wratisl. 1844).

1850. COHN, F., Nachträge zur Naturgeschichte des *Protococcus pluvialis* Kützing. (Nov. Act. Acad. Leopold. Carol. XXII. S. 2. Wratisl. 1850.)

1851. BRAUN, A., Betrachtung über die Erschein. der Verjüngung in der Natur. Leipzig 1851.

1852. —, *Clamydococcus pluvialis* bei Berlin. (Bot. Zeit. X. S. 245—247. 1852.

1852. PERTY, M., Zur Kenntnis kleinster Lebensformen. Bern 1852.

1854. COHN, F., Entwicklungsgesch. der mikrosk. Algen und Pilze. (Nov. Act. Acad. Leopold. Carol. XXIV. Wratisl. 1854.)

1865. CIENKOWSKI, L., Über einige chlorophyllhaltige *Gloeocapsen*. (Bot. Zeit. XXIII. Leipzig 1865.)

1875. ROSTAFINSKI, J., Quelques mots sur l'*Haematococcus lacustris* et sur les bases d'une classification naturelle des Algues chlorosporées. (Mém. de la Soc. Nat. des Sc. de Cherbourg, T. XIX, 1875.)

1878. STEIN, Fr. v., Der Organismus der Infusionstiere III, 1. Leipzig 1878.

1882. SCHMITZ, FR, Die Chromatophoren der Algen. Bonn 1882.

1883—1887. BÜTCHLI, O., *Protozoa II, Mastigophoren*. 1883–1887.

1886. BLOCHMANN, F., Über eine neue *Haematococcus*-Art. (Verhdl. d. naturhist. med. Ver. III. Heidelberg 1886.)

1886. KLEBS, G., Über die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Bezieh. zu Algen und Infusorien. (Unters. aus dem botan. Inst. Tübingen, II. 1886.)

1888. HANSGIRG, A., Prodromus der Algenflora von Böhmen. (Archiv für Naturw. Landesuntersuchung in Böhmen, 6, 105, 106. 1888.)

1890–1891. GOROSCHANKIN, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der *Chlamydomonaden* I, II. (Bull. de la Soc. Imp. des Nat. de Moscou. 1890—1891.)

1890. MIGULA, W., Beiträge zur Kenntnis des *Gonium pectorale*. (Bot. Centralbl. XLIII. 1890.)

1893. SCHEWIAKOFF, W., Über die geographische Verbreitung der Süsswasserprotozoen. (Mém. de l'Acad. imp. des sc. de St. Pétersbourg, 7 sér. XLI. No. 8, p. 1—201. 1893.)

1895. DILL, E, O., Die Gattung *Chlamydomonas* und ihre nächsten Verwandten. (Jahrb. f. wiss. Bot. XXVIII. Berlin 1895.)

1897. WILLE, N., *Chlorophyceae*. (ENGLER und PRANTL, Die natürl. Pflanzenfamilien. I. T. 2. Abt. Leipzig 1897.)

1899. DANGEARD, P., A., Mémoires sur les Chlamydomonadinées. (Le Botaniste 6 Sér. 1899.

1899. HAZEN, FR., ELL., The Life History of *Sphaerella lacustris (Haematococcus pluvialis).* (Mem. of Torr. Bot. Club, VI, Nr. 3, New York 1899.)

1900–1901. BLACKMAN, F., The Primitive *Algae* and the *Flagellata.* (Annals of Botany, XIV, 1900, und March 1901.)

1902. — and TANSLEY, N., G., A Revision of the Classification of the green *Algae.* (The New Phytologist I. 1902.)

1902. CHODAT, R., Algues vertes de la Suisse. Berne 1902.

1903. HARTMANN, M., Die Fortpflanzungsweisen der Organismen, erläutert an *Protozoen, Volvocineen* und *Dicyemiden.* (Biol. Centralbl. 1903).

1903. RICHTER, O., Reinkulturen von *Diatomeen.* (Ber. d. d. bot. Ges. XXI. 1903. S. 493.

1903. SCHMIDLE, W., Bemerkungen zu einigen Süsswasseralgen. (Ber. d. d. bot. Ges XXI. 1903.)

1903. WILLE, N., Algologische Notizen. (Nyt Magazin f. Naturvid. XLI. H. 1. Kristiania 1903.)

1904. OLTMANNS, F., Morphologie und Biologie der Algen I. 1904.

1904. WEST, G. L., A Treatise on the British freshwater Algae. 1904.

1905. DEGEN, A., Unters. über die contractile Vacuole und die Wabenstruktur d. Protoplasmas. (Bot. Zeit. 1905, S 163.)

1905. GOROSCHANKIN, Beiträge zur Kenntnis der Morphol. u. System. d. *Chlamydomonaden.* (Flora 1905, S. 420—423.)

1905. HAMBURGER, C., Zur Kenntnis der *Dunaliella* und einer *Amoebe* aus Salinenwasser von Cagliari. (Arch. f. Protistkd. VI. 1905)

1905. LEMMERMANM, E., Die Algenflora der Sandwich-Inseln (ENGLER's botan. Jahrb. XXXIV. 1905. S. 628.)

1905. OLTMANNS, F. Morphologie und Biologie der Algen, II, 1905.

1905. TEODORESCO, E. C., Organisation et développement du Dunaliella, nouveau genre de Volvocacée-Polyblepharidée. (Beihefte z. bot. Centralbl, XVIII, I, 1905)

1906. —, Observations morphologiques et biologiques sur le genre Dunaliella. (Revue générale de bot. XVIII. 1906.)

1907. FREUND, HANS, Neue Versuche über die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Algen. (Flora. IIC 1. 1907)

1907. KANITZ, A., Der Einfluss der Temperatur auf die pulsierenden Vacuolen der Infusorien. (Biol Centralbl. XXVII. 1907.)

1907. SCHERFFEL, A, Algologische Notizen. (Ber. d. d. bot. Ges. XXV. 1907. S. 228-232.)

1907. WOLLENWEBER, W., Das Stigma von *Haematococcus.* (Ber. d. d. bot. Ges. XXV. 1907. S. 316—321.)

Tafel-Erklärung.

Vergr. 1000, mit Ausnahme von Taf. I, Fig. 12f, Taf. II, Fig. 17, 18, 21, 22, 23; Taf. III, Fig. 12, 13: Taf. IV, Fig. 5*b*, 9*a*, *b*, 13*b*, *c*, *e*, Taf. V, Fig. 13, wo Vergr. 2000 gewählt ist, Taf. IV, Fig. 6, die nur Farben darstellt, Taf. IV, Fig. 12, Taf. V, Fig. 14 bis 16, die nach mikrophotographischen Aufnahmen dargestellt sind (Vergr. 800).

Zeichenapparat nach Abbe; homogene Immersion $^1/_{16}$, Ocular 3 (Leitz) für alle Zeichnungen mit dem Zeichenapparat benutzt. Dauerzellen und Zoosporen mit contractilen Vacuolen nach frischen, die anderen meist nach mit OsO_4-Dämpfen getöteten Objekten.

Abkürzungen.

a. Stärke.
B.K. Binnenkörperchen.
cv. contractile Vacuolen.
ch. Chromatophor.
chl. Chlorophyll.
chls. Chlorophyllgerüst.
F. Farbkörnchen.
f. Verbindungsfaden zwischen Geissel und Zellkern.
fa. Falte.
fl. hell erscheinende runde Flecken im Nucleolus.
h. Leibeshöhle.
kn. Körnchen an der Geisselausgangsstelle.
N. Nucleus.
n. Nucleolus.
p. Pyrenoid.
pl. Plasmawarze.
pspd. Plasmafortsätze (Pseudopodien).
T. Trophoplasma.
t. Teilgebilde.
w. Teilungswand.

Tafel XII. Haematococcus Droebakensis Wollenweber.

Fig. 1. Zoospore (Z.). *a* Medianschnitt, *b* Oberflächenansicht mit grünem Röhrengerüst des Chromatophors (Chrom.), Stigma und contractilen Vacuolen (c. V.).
„ 2. Z. mit vielen c. V. in der Chrom.-Oberfläche.
„ 3. Junge Z. *a* Oberfläche des Chrom. mit c. V. und Zellvacuolen, *b* drei Vacuolen im Zellinnern, *c* Medianschnitt mit Nucleus und Nucleolus.
„ 4. Junge Z. Die Vacuolen, aus dem Innern hervorgedrungen, lassen den Chrom. netzartig erscheinen.
„ 5. Z. mit zahlreichen Pspd., im Übergange zum Agamonten (Stigma schon in Höhe des vorderen Pyrenoides (Pyr.).
„ 6. Z. mit stark entwickelten zahlreichen verzweigten Pspd.
„ 7. Z. mit zahlreichen Vacuolen, das obere Pyr. mit Tochterpyr.
„ 8. Agamont mit vier Agameten.
„ 9. Z. mit sattelförmiger Membranwarze.
„ 10. Zwillings-Z. vielpyrenoidig.
„ 11. Junge Z. (Eosin-Jodjodkalium-Präparat).
„ 12. Gameten. *a*, *b*, *c*, *f*, lange Form mit lang ausgezogener Spitze am hinteren Pole, *d*, *e* kurze ovale Form.
„ 13. *a*—*d* Kopulationsstadien, *e* junge Zygote.
„ 14 und 15. Ältere Zygoten mit Membran.
„ 16. *a*, *b* Ältere Zygoten.
„ 17. *a*, *b* Reife Dauerzellen (Zygoten, Aplanosporen), *a* mit mehreren Pyr.
„ 18. *a*, *b* Keimende Dauerzelle mit Pyr., Farbkugeln, noch ungeteiltem Zellkern.
„ 19. Völlig ergrünte keimende Dauerzelle mit zwei Pyr. und einem N.
„ 20. Aus Dauerzelle der Fig. 19 durch Teilung hervorgegangen.

Tafel XIII. Haematococcus Droebakensis Wollenweber.

Fig. 1. Z. mit Pspd., vorwiegend am hinteren Pole.
„ 2. Gamont mit langgestrecktem N. und durchschnürtem n.
„ 3. Agamont in Zweiteilung.

Fig. 4. Agameten im Agametangium, zum Ausschlüpfen bereit.
„ 5. Agamont von der Seite gesehen, mit vier im Werden begriffenen Agameten.
„ 6. Wie Fig. 5; untere Hälfte hat sich gegen die obere um 90° gedreht.
„ 7. Wie Fig. 5; etwas breitgedrückt.
„ 8. Vier fast getrennte Agameten im Agametangium.
„ 9. Agamont mit beginnender Achtteilung.
„ 10. Z. im Übergange zur Aplanospore.
„ 11. Z. ohne Pspd.
„ 12. Z. mit zwei grossen *Pyr.*, von deren Oberfläche sich das Röhrengerüst des Chrom. deutlich abhebt.
„ 13. Zwillings-Z., vielpyrenoidig, mit zwei Stigmen.
„ 14. Gamont mit vielen Gameten im Ausschwärmen begriffen.
„ 15. Kleine Aplanospore mit neuer Membran, noch in der Mutterhülle liegend.
„ 16. *a—e* Optische Schnitte einer Z. nacheinander bei den verschiedenen Einstellungen gezeichnet.
„ 17. Pyrenoide. *a*, *d*, *f*, mit durch Druck zersplitterter Stärkehülle; *b*, *c* von dem grünen Röhrengerüst des Chrom. umhüllt.
„ 18. Membranwarze.
„ 19. Gamont mit unregelmässig zerschnittenem Protoplasmakörper.
„ 20. Kleiner Gamont mit vielen Gameten.
„ 21. Stigmata. *a*, *c* Seiten-, *b* Oberflächenansicht, *b* mit Farbkörnchen.
„ 22 und 23. Zellkern, von Vacuolen umgeben, zwischen denen trophoplasmatische Stränge hindurchgehen.

Tafel XIV. Haematococcus Droebakensis var. fastigatus.

Fig. 1. Z. mit zahlreichen Stärkekörnchen, Stigma schon etwas hochgerückt, also werdender Agamont.
„ 2. *a—e* Gamont in den einzelnen Stadien der Gametenbildung (von einem Exemplar successive dargestellt).
„ 2. *g*, *h* Anschliessende (an 2*a—e*) Teilungsstadien.
„ 3. *a* Kopulation zweier Gameten.
„ 3. *b*, *c*, *d* Zygoten-Bildung; Zyg. noch mit zwei Stigmen.
„ 3. *e* Ältere Zygote mit zwei Pyr.
„ 4. Z. von typischer Form, mit zwei grossen Pyr.
„ 5. Agamont in Zweiteilung.
„ 6. Gamont in Vierteilung.
„ 7. Agamont in Vierteilung.
„ 8. Vier im Ausschwärmen begriffene Agameten im Agametangium.
„ 9. Einzelner Agamet; das alte Stigma noch am hinteren Pole.
„ 10. Z. in Asplanosporenbildung, c. V. noch sichtbar.
„ 11. Folgestadium von Fig. 10. Aplanosporenkugel schon scharf konturiert.
„ 12. Stigmata in verschiedenen Lagen.
„ 13. Membranwarze.
„ 14. Verbindung zwischen Geisselbasis und Zellkern.

Tafel XV. Haematococcus pluvialis Flotow,

ausgenommen Fig. 5 und 9 (*Stephanosphaera pluvialis*), Fig. 10 (*Haematococcus Droebakensis*).

Fig. 1. Z. mit zahlreichen c. V. und V. und reduziertem Haematochrom.
„ 2. Z. mit dünnem Membranmantel. Pyr. mit deutlichem Binnenkörperchen und ringsum Kanälchen (Medianschnitt).

Fig. 3. Microzoosporen aus Aplanosporen sich entwickelnd, *a* grüne, *b* haematochromreiche Formen.
„ 4. *a*, *b* Einzelne Microzoosporen, *c* Microaplanospore, aus Microzoospore hervorgegangen.
„ 5. *a*, *b* *Stephanosphaera pluvialis*. *a* Dauerzelle (Zygote, Aplanospore), *b* Teil der Oberfläche mit Farbkörnchennetz.
„ 9. *a*, *b* *Stephanosphaera pluvialis*. *a* Z. aus einer Kolonie. Viele c. V.; Stigma und zwei Pyr, auf deren Oberfläche sich das Röhrengerüst des Chrom. abhebt. *b* Teil einer Z. mit c. V., die aus dem Chrom. bei der Diastole herausdringen.
„ 6. *a*—*d* *Haematococcus pluvialis*. *a* Aplanosporenhäufchen auf weissem Karton aufgetrocknet. Einzelzellen sehr haematochromreich. *b*, *c*, *d* Farbtöne dieses Aplanosporenhäufchens (vgl. Einleitung).
„ 7. Aplanospore in Keimung; Zellkern in Zweiteilung, zahlreiche Pyr.
„ 8. Palmelloider Zustand (im Werden), Teilaplanosporen, im Beginn sich von einander zu trennen.
„ 10. *Haematococcus Droebakensis*. Agamont mit vier Agameten, deren Chrom. schon gut ausgebildet ist.
„ 11. *Haematococcus pluvialis*. Junge Z. mit glockenförmiger Membranwarze.
„ 12. Wie Fig. 11, aber mit dünnem Membranmantel.
„ 13. *a* Keimende Aplanospore mit zahlreichen Pyr. und deutlichem Röhrengerüst des Chrom., *b* ein Teil der Oberfläche mit Stärkekörnchen, *c* einzelne Stärkekörnchen.

Tafel XVI. Haematococcus pluvialis Flotow,

ausgenommen Fig. 10 (*Haematococcus Droebakensis* var. *fastigatus*).

Fig. 1. Agamet, eben dem Agamonten entschlüpft.
„ 2. *a* Agamont in Längsteilung, Zellkern noch ungeteilt. *b* Z. etwas abgeplattet (Längsachse senkrecht zur Bildfläche).
„ 3 und 4. Agamont in Vierteilung.
„ 5, 7, 8, 11. Verschobene Lagen des geteilten Zellkörpers.
„ 6. Agamont in Zweiteilung.
„ 9. Oberfläche einer keimenden Aplanospore mit zusammengefaltetem Chrom.
„ 10. *Haematococcus Droebakensis* var. *fastigatus*. Z. mit c. V.
„ 12. *Haematococcus pluvialis*. Stärkereiche Z., nur ein c. V. wahrnehmbar.
„ 13. Nucleus und Nucleolus. Ein feines Aderwerk durchzieht den Nucleus.
„ 14, 15, 16. Aus einer Kultur, deren Z. vorwiegend dünne Membranmäntel zeigten
„ 14. Zoosporen.
„ 15. Agameten.
„ 16. Nur zwei Agameten im Agametangium.
„ 17. Keimung einer Aplanospore.
„ 18. Agamont mit vier getrennten Agameten. Der Chrom. beginnt mit der Entwicklung des Röhrengerüstes.
„ 19. *a*—*d* Serie optischer Schnitte einer Z.
a Oberfläche des Protoplasmakörpers.
b und *c* Zwischen *a* und *d* liegend.
„ 20. Einzelne Pyr, einer davon in Zweiteilung.

9. G. Lopriore: Homo- und Antitropie in der Bildung von Seitenwurzeln.

Mit Tafel XVII—XVIII.

Eingegangen am 18. Dezember 1907.

Homotrope, d. h. gleichgerichtete Seitenwurzeln bilden sich bei normalen, radiärgebauten Hauptwurzeln vor den primären Xylemplatten längs jedes Strahles des Leitbündelkörpers. Die Zahl der Längszeilen entspricht meist der Zahl der Leitbündelstrahlen.

Die normale strahlige Anordnung kann durch Verbänderung oder durch Krümmung der Hauptwurzel gestört werden, indem die Bildung der Seitenwurzeln an die Flanken bzw. an die Konvexseiten der Hauptwurzel verlegt wird. Im ersten Fall wird die Anordnung eine bilaterale oder neigt zu einer solchen. Im zweiten Fall wird sie örtlich auf die Konvexseite der gekrümmten Stellen angewiesen und beschränkt (NOLLs „Morphästhesie" I, S. 406).

Sowohl bei der strahligen als bei der bilateralen Anordnung sind die Seitenwurzeln in longitudinaler Richtung homotrop, was wohl mit dem Wachstum der Wurzel in die Länge erklärlich ist.

Homotropie in transversaler Richtung kommt in dem seltenen Fall zustande, wenn Seitenwurzeln in gleicher Höhe und Richtung hervorbrechen. Die sogenannten Zwillingswurzeln stellen ein Beispiel von transversaler Homotropie dar. Ihre Bildung setzt aber besondere Bauverhältnisse in der Mutterwurzel voraus, die nur selten erfüllt werden. (Vgl. van TIEGHEM II. und LOPRIORE IV.)

Longitudinale und transversale Homotropie zeigen besondere Komplikationen, wenn der zylindrische Bau der Wurzel durch Verbänderung in den bilateralen übergeht. Der meist polystelische Bau der Bandwurzeln bietet mannigfaltigere Bildungsverhältnisse als der normale monostelische dar; denn bei der Entstehung mehrerer Stelen

werden auch die correlativen Verhältnisse der Seitenwurzeln hinsichtlich ihrer Entstehung und Richtung sehr verschieden.

Das Zustandekommen und das verschiedene Verhalten der Breit- und Schmalseiten, die Einrollung und Tordierung derselben nach verschiedener Richtung komplizieren noch weiter diese Verhältnisse. Erstens, weil die Schmalseiten in der Bildung der Seitenwurzeln bevorzugt werden, zweitens, weil die Seitenwurzeln an der Konvexität der bald nach der Schmal-, bald nach der Breitseite hin gekrümmten Bandwurzeln aus mehreren Stelen zugleich hervorbrechen.

Die Neigung, die Bildung der Seitenwurzeln an die Schmalseiten oder Pole der Stelen zu verlegen, wird hier einfach als polare Seitenbewurzelung bezeichnet. Infolge dieser Eigentümlichkeit äussert sich bei polystelischen Bandwurzeln nicht nur eine longitudinale Homotropie längs der Aussenflanke der Bandwurzel und längs der nach aussen gerichteten Flanken der einzelnen Stelen, sondern auch eine transversale, so oft Seitenwurzeln aus den Polen oder Flanken mehrerer Stelen in gleicher Höhe und Richtung hervorbrechen. Könnten sich die Seitenwurzeln mono- oder polystelischer Bandwurzeln mit gleicher Gesetzmässigkeit bilden (und nicht bloss die Aussenflanke vorziehen), so würden sie bei ihrem Hervorbrechen in diametral entgegengesetzter Richtung antitrop sein. Echte antitrope Seitenwurzeln bilden sich aber nicht an ungleich-, sondern an entgegengerichteten Polen und streben einander zu.

Beide Formen der Antitropie kommen äusserst selten vor. Während aber die erste auch bei monostelischen Wurzeln auftreten kann, die entweder von der Basis an verbändert sind oder von der zylindrischen in die bandförmige Gestalt übergehen, wurde die andere Form nur bei distelischen Bandwurzeln beobachtet, deren beide Innenpole je eine Seitenwurzel in gleicher Höhe und in entgegengesetzter Richtung entsandten.

In der Wahl des Versuchsmaterials wurde den Keimwurzeln von *Zea Mays* unter den Monocotylen, denen von *Vicia Faba* unter den Dicotylen der Vorzug gegeben. Die Keimwurzeln wurden dekapitiert als sie 4 - 8 *cm* lang waren. Die so behandelten Keimlinge wurden dann entweder in Wasserkultur oder in Sägemehl oder endlich in den natürlichen Vegetationsboden gebracht und hier weiter kultiviert.

Die Möglichkeit, durch Dekapitation der Hauptwurzeln die Verbänderung der Seitenwurzeln hervorzurufen, gestattet die Verhältnisse leicht zu verfolgen, unter denen die Bandwurzeln ihre Seitenwurzeln bilden. Letztere sind aber als Seitenachsen zweiter Ordnung mit denen erster Ordnung normaler Wurzeln nicht zu vergleichen.

Homotropie.

Seitenwurzeln zweiter Ordnung bilden sich an den wie oben erwähnt hervorgerufenen Bandwurzeln in unbeschränkter Anzahl und Zeitdauer und erreichen eine beträchtliche Länge (bis 6 *cm*), während sie sich sonst bei normalen Wurzeln von *Vicia Faba* erst nach Entfaltung der Blüten einzustellen pflegen und von diesem Zeitpunkte an nur ganz ausnahmsweise und alsdann auch wenig zahlreich und von geringer Grösse erscheinen (vgl. KÖHLER, I, S. 36).

Im Gegensatz zum Verhalten der Seitensprosse verbänderter Hauptsprosse, die meist ebenfalls zur bandförmigen Gestalt neigen, nehmen die Seitenwurzeln zylindrische Form an. Und wenn sie auch in meristematischem Zustand verbleiben, so lassen sich ihre Vegetationskegel bei in Alkohol aufbewahrten, etwas durchsichtiger gewordenen Bandwurzeln leichter unterscheiden, zumal da ihre Anfänge als dunklere Punkte in dem weissen, durchscheinenden Band erscheinen.

Bei Mikrotomschnitten lassen sich die Vegetationskegel in den gefärbten Präparaten auch mit blossem Auge verfolgen, denn sie heben sich durch ihre intensiv gefärbten Zellkerne sehr deutlich vom übrigen Gewebe ab. Daher lässt sich auch ihre Anzahl bestimmen, obwohl nur wenige von den vielen Anlagen zur völligen Entwicklung kommen.

Die Seitenwurzeln brechen fast ausschliesslich aus den Polen, — Schmalseiten oder Flanken — der Bandwurzeln hervor, eine Erscheinung, die ihr Analogon in der Bildung von Seitensprossen aus den Kanten verbänderter Stämme oder aus Cladodien (z. B. *Muehlenbeckia platyclada* Meisn.) hat.

Um die Bedingungen klarzulegen, unter denen sich diese Wurzeln bilden, muss man unterscheiden, ob sie aus mono- oder aus polystelischen Bandwurzeln hervorbrechen und ob die betreffenden Stelen eine oder mehrere Xylemplatten besitzen.

Monostelische Bandwurzeln.

Bei monostelischen, aus einer tafelförmigen Xylemplatte bestehenden, jedoch als diarch zu betrachtenden *Faba*-Wurzeln brechen die Seitenwurzeln aus den Polen der Platte — vorwiegend aus dem äusseren — hervor. Wir bezeichnen sie kurzweg als polar, da sie, auf Querschnitten betrachtet, aus den Polen der Platte hervorbrechen, ohne uns jedoch mit diesem Ausdruck in irgend einer Weise auf die bekannte von VÖCHTING (I) studierte Erscheinung zu be-

ziehen. Löst sich die tafelförmige Xylemplatte in einzelne auf, so brechen die Seitenwurzeln zuweilen auch aus den Seitenplatten hervor. Die Erscheinung tritt sogar regelmässig ein, wenn sich die Bandwurzel nach der Breitseite hin biegt. Die aus der Breit- oder — wie im letzteren Fall — aus der Konvexseite hervorbrechenden Seitenwurzeln werden kurzweg als lateral bezeichnet.

Bei polyarchen Wurzeln ist die Bildung der Seitenwurzeln vorwiegend eine polare, nur ausnahmsweise kann sie auch eine laterale sein.

Bei den monostelischen Bandwurzeln vom Mais ist die Seitenwurzelbildung auch eine polare. Bei jenen Wurzeln aber, deren Leitbündelkörper im Begriff ist, sich einzuschnüren, erfolgt die Bildung der Seitenwurzeln gerade an der Einschnürungsstelle, und zwar regelmässig an ihrer Konvexseite, wenn die Wurzel von selbst oder infolge einer Verletzung flach rinnenförmig wird. An der Konkavseite des Leitbündelkörpers erfolgen dann ebenfalls lebhafte Teilungen im Pericambium, so dass man auf den ersten Blick glauben könnte, dass auch die Elemente dieser Seite sich an der Neubildung beteiligen.

Ob man die Bildung der Seitenwurzeln an der Einschnürungsstelle als eine Folge des sich fortpflanzenden traumatischen Reizes oder der an der Konvexseite herrschenden Zugspannung des Pericambiums aufzufassen ist, bleibt dahingestellt.

Polystelische Bandwurzeln.

Bei distelischen Bandwurzeln brechen die Seitenwurzeln fast regelmässig aus zwei gleichgerichteten Polen in gleicher Höhe und Richtung hervor. Wenn nämlich eine Seitenwurzel aus dem Aussenpole der Aussenstele hervorbricht, so entsteht zugleich aus dem Innenpole der Innenstele eine zweite (Fig. 7 u, 8, Taf. XVII). Das Verhalten ist dasselbe wie bei monostelischen Bandwurzeln, denn der Innenpol ist in Bezug auf die Innenstele auch ein äusserer, er ist also von der Mutterwurzel abgewandt und mit dem Aussenpole der Aussenstele gleichgerichtet.

Stehen die zwei Stelen so nahe aneinander, dass der Vegetationskegel die ganze zwischen ihnen vorhandene Breite einnimmt, so bricht der Kegel nicht in der Richtung der Mediane, sondern senkrecht zu derselben hervor. Auf den ersten Blick sollte man annehmen, dass sich beide Polarplatten an der Bildung des Kegels beteiligen.

Dieser Fall tritt besonders dann ein, wenn der Vegetationskegel vor der völligen Trennung zweier Schizostelen zwischen diesen und

innerhalb der sie noch verbindenden Endodermis entsteht. Ein solcher, allerdings äusserst seltener Fall beweist, dass das Pericambium sich vor der definitiven Differenzierung der Schizostelen ausbildet und frühzeitig in Tätigkeit tritt.

Bei tri- und tetrastelischen Bandwurzeln ist die Bildung der Seitenwurzeln eine polare, wenn die Stelen diarch sind. Sie kann zuweilen bei polyarchen Stelen auch eine laterale sein. Diese tritt aber im Vergleich zur polaren Seitenbewurzelung weit zurück. Wie Fig. 1, Taf. XVIII zeigt, bilden sich in der tetrastelischen Bandwurzel nicht weniger als drei polare Vegetationskegel in gleicher Höhe und Richtung, obwohl sich zugleich auch laterale Seitenwurzeln aus den tetrarchen und pentarchen Schizostelen hätten bilden können.

Die aus den Aussenpolen hervorbrechenden — polar-äusseren — Seitenwurzeln streben in gerader Richtung nach aussen. (Fig. 7 und 8 Taf. XVII rechte Stelen.)

Die aus den Innenpolen hervorbrechenden — polar-inneren — Seitenwurzeln erreichen dieses Ziel durch bogenförmige Krümmungen. (Fig. 3 u. 4, Taf. XVII rechte Stelen.)

Im Vergleich zu dem Verhalten der *Faba*-Wurzeln fällt beim Mais auf, dass die polar-inneren Seitenwurzeln nicht bogenförmig auf dem kürzesten Weg hervorbrechen, sondern in horizontaler Richtung auf lange Strecken durch die Rinde wandern und die Schwerkraft nicht zu empfinden scheinen. Das Vorhandensein einer kleinzelligen, schwer zu durchbohrenden Aussenrinde bietet dem Heraustreten einen gewissen Widerstand. Dieser ist aber sehr gering, wenn die Kegelspitze durch eine Durchlassstelle hindurchdringen kann.

In dem auf Taf. XVIII Fig. 6 dargestellten Fall entsteht an dem Innenpole der kleineren Schizostele eine Wurzel, die sich um die grössere Schizostele herumbiegt und dann in gerader Richtung fort den ganzen Rindenmantel durchbohrt. In der Richtung dieser Seitenwurzel hat sich an dem Aussenpole der grösseren Stele — in der Figur links — eine zweite gebildet, die aber wegen ihrer etwas höheren Lage vom Schnitt quer getroffen ist.

Ein derartiges Verhalten ist bei normalen Maiswurzeln nicht selten, wurde aber bis jetzt von mir nur an vertikal, nicht an horizontal wachsenden Seitenwurzeln beobachtet.

Homotropie kann in den Bandwurzeln nicht nur in der Richtung der Schmalseite, sondern auch in der der Breitseite zustande kommen. Krümmen sich die Bandwurzeln nach dieser Seite hin, so brechen aus der Konvexseite der gekrümmten Stelle Seitenwurzeln hervor, mögen die Bandwurzeln mono- oder polystelisch sein. In diesen Fällen sind die Stelen fast regelmässig polyarch und zeigen an der Knickstelle ihre Holzgefässe nicht zu keilförmigen Platten gestaltet, sondern tief einwärts verlegt. Die Seitenbewurzelung wird also von

den Polar- nach den Lateralplatten verlegt (Fig. 3, Taf. XVIII). Im Vergleich aber zur vorwiegend polaren Seitenbewurzelung treten die übrigen Fälle an Zahl und Bedeutung sehr zurück. Also auch davon abgesehen, dass die meisten Vorgänge sich in der Richtung der Längsmediane abspielen, finden wir den Ausdruck einer Exotropie darin, dass die Flanken der Bandwurzeln — besonders aber die äussere — auch anatomisch bevorzugt wird.

Antitropie.

Antitrope Seitenwurzeln können entweder aus den Aussen- oder aus den Innenpolen hervorbrechen. Sie sind also entweder polar-äussere oder polar-innere. Im ersten Fall gehen sie auseinander (Fig. 2, Taf. XVIII), im zweiten streben sie gegeneinander zu (Fig. 5, Taf. XVIII) und stellen Fälle echter Antitropie dar.

Die polar-äusseren wurden bis jetzt nur an monostelischen, die polar-inneren nur an distelischen Bandwurzeln beobachtet. Bei den ersteren wird die Aussenflanke — d. h. die von der Mutterwurzel abgewandte — bevorzugt. Nur selten kann sich an der Bildung auch die Innenflanke beteiligen. Noch seltener brechen die Seitenwurzeln aus beiden Flanken in gleicher Höhe und zu gleicher Zeit hervor. Eine derartige Antitropie bietet keinen ökologischen Vorteil; denn die aus der Aussenflanke hervorbrechenden Seitenwurzeln können das Substrat besser ausbeuten als die aus der Innenflanke hervorbrechenden. Jedoch behalten die zwei Flanken bei den häufigen Tordierungen der Bandwurzeln ihre Lageverhältnisse gegenüber der Mutterwurzel nicht immer bei.

Der einzige Fall derartiger Bildung wird in Fig. 2, Taf. XVIII dargestellt. Die bedeutend stärkere Entwicklung des äusseren — in der Figur rechten — Vegetationskegels im Vergleich zum inneren — in der Figur linken — scheint eine Folge der bevorzugten Lage der Aussen- im Vergleich zu der Innenflanke zu sein.

Was die Bildung von polar-inneren Seitenwurzeln betrifft, so habe ich bis jetzt einen einzigen Fall beobachtet, bei dem (Fig. 5, Taf. XVIII) eine Seitenwurzel aus je einem Innenpole einer distelischen Bandwurzel hervorbrach und bogenförmig nach aussen zustrebte, einen zu der anderen fast parallelen Verlauf zeigend.

Das bogenförmige Hervorbrechen dieser antitropen Seitenwurzeln erscheint sehr rationell; denn es vermeidet nicht nur das Gegeneinanderstreben derselben, sondern gestattet ihnen auch eine bessere Ausbeutung des Substrates an beiden Seiten der Mutterwurzel.

Polare Seitenbewurzelung.

Die polare Seitenbewurzelung weist auf Strukturverhältnisse hin, auf Grund deren sich die Breit- und Schmalseiten der Stelen hinsichtlich der Neubildungen verschieden verhalten.

Die polaren Seitenwurzeln unterscheiden sich von den lateralen meist durch verschiedene Dimensionen. Der Unterschied tritt besonders bei tetrarchen Schizostelen hervor, die auf dem Querschnitt elliptisch erscheinen und zwei grosse kreuzweise mit zwei kleinen angeordnete Xylemplatten aufweisen. Hier sind die lateralen Seitenwurzeln, bzw. auch ihre lateralen Vegetationskegel viel breiter als die polaren. Das Pericambium beteiligt sich bei den ersteren mit einer Länge, die fast gleich dem Längsdurchmesser des Leitbündelkörpers ist, bei den anderen dagegen mit einem relativ sehr schmalen Bogen.

Die Neigung der Seitenwurzeln, sich in polarer Richtung zu bilden, ist so gross, dass bei einer tetrastelischen Bandwurzel nicht weniger als drei Vegetationskegel in gleicher Höhe und Richtung aus drei parallel zu einander verlaufenden Schizostelen hervorbrachen (vgl. Fig. 1, Taf. XVIII).

Sie findet ihren höchsten Ausdruck in dem in der Fig. 5, Taf. XVII dargestellten Fall. Hier streben die zwei Seitenwurzeln der rechten Stele in polarer Richtung zu und verschmelzen trotz der zwischen ihnen liegenden Sklerenchyminsel zu einem einzigen Kegel. Zu ihrer leichteren Verschmelzung trägt ohne Zweifel die besondere Lage der zwei Xylemplatten bei, die eine Neigung von etwa 45° zu der Längsebene der Wurzel zeigen.

Diese Neigung äussert sich auch in anderer Weise. Wenn nämlich ein Pol des Leitbündelkörpers von einem Phloëmbündel besetzt ist, krümmt sich der in der Richtung der nahen, senkrecht liegenden Xylemplatte hervorbrechende Kegel um 90°, bis er die polare Stellung einnimmt. Die Täuschung, als ob er aus einer Polarplatte wirklich hervorgeht, ist dann vollständig.

Ein Unterschied in der Tendenz zur Seitenbewurzelung äussert sich nicht nur zwischen Aussen- und Innenpol, sondern auch zwischen Aussen- und Innenflanke einer Wurzel.

Dass die Aussenflanke einer Bandwurzel in der Bildung der Seitenwurzeln bevorzugt wird, ist nicht nur ein Beispiel von Morphästhesie, sondern bietet auch ökologische Vorteile. Diese Flanke stellt in der Tat die konvexe, daher die morphologisch für die Wurzelbildung geeignete Seite dar. Die aus derselben hervorbrechenden Seitenwurzeln können überdies das Substrat besser ausnutzen, als wenn sie aus der Konkavseite entstanden wären.

Der Verlauf der Seitenwurzeln, die aus den Innenpolen di- und polystelischer Wurzeln hervorbrechen, ist wie die vergleichende Untersuchung zeigt, meist um so gerader, je weiter die betr. Stelen voneinander entfernt liegen. Ist der Abstand zwischen letzteren etwa gleich dem Durchmesser der kleineren Stele, so brechen die Seitenwurzeln bogenförmig hervor. Sämtliche Figuren der Tafel XVII bestätigen dies.

Das bogenförmige Hervorbrechen der Seitenwurzeln dürfte die Annahme rechtfertigen, dass ihre Vegetationskegel die Nachbarschaft der gegenüberliegenden Stele in irgend einer Weise, sei es mechanisch, sei es chemisch, fühlen und daher in gerader, gegen die Mediane geneigter (Fig. 1 und 2) oder in krummer (Fig. 3 und 4, Taf. XVII) Richtung nach aussen zu streben, je nachdem die betr. Stele näher oder entfernter liegt.

Das bogenförmige Hervorbrechen der Seitenwurzeln aus den Innenpolen erfordert ja einen grossen Kraftaufwand. Ihr Bestreben, auf dem kürzesten Wege nach aussen zu gelangen, wird so auf das Beste erreicht.

Um die anatomischen Verhältnisse der polaren Seitenbewurzelung zu studieren und einen Einblick in diesen eigentümlichen Vorgang zu gewinnen, wurde die Ausbildung der polaren Xylemplatten besonders ins Auge gefasst. Eine Beziehung zwischen Gestaltung der Xylemplatten und ihrer Fähigkeit zur Bewurzelung scheint aber nicht zu bestehen. Echt keilförmige, ins Pericambium ragende oder stumpfe, einwärts verlegte Xylemplatten haben keine Bedeutung für eine ausgiebige Bewurzelung. Es fällt vielmehr auf, dass sich an der Bildung der Seitenwurzeln meist sehr schmächtige Xylemplatten beteiligen, die entweder eine geringe Anzahl kleiner Gefässe (bis sechs) enthalten oder infolge besonderer, im Leitbündelkörper entstandenen Lücken eine Reduktion und eigentümliche Orientierung der Elemente aufweisen. Im letzteren Falle ist die Wirkung eines infolge der Zellvermehrung entstandenen Reizes nicht ganz ausgeschlossen. Die darauf folgende Verdrängung der Xylemelemente nach der Peripherie scheint die Bildung der Seitenwurzeln nicht zu fördern. Auch die peripherische Lagerung des Phloëms und seine guirlandenartige Ausgestaltung stehen ebenfalls in keiner Beziehung zu der Bildung der Seitenwurzeln.

Das Pericambium ist gerade bei jenen Wurzeln am wenigsten tätig, bei welchen sowohl die Zellen als die Zellschichten am meisten entwickelt sind. Noch auffallender ist es, dass an den Innenpolen der Schizostelen, wo gerade das Pericambium nicht aus älteren Anlagen, sondern aus der Verbreiterung der schon vorhandenen entstanden ist, sich die grösste Tätigkeit äussert. Ob letztere eine

Folge des fortdauernden meristematischen Zustandes oder des durch die Spaltung der Stele entstandenen Reizes ist, bleibt dahingestellt.

Dass bei diarchen Wurzeln die Seitenwurzeln nur aus den zwei Polen oder Flanken der tafelförmigen Xylemplatte hervorbrechen, kann vielleicht auf den Umstand zurückgeführt werden, dass die Initialgefässe nur an beiden Polen, nicht etwa längs der Platte sich befinden, und dass sie nur hier mit dem Pericambium in direkte Berührung kommen.

Die polare Seitenbewurzelung fällt bei diarchen Bandwurzeln um so mehr auf, als die tafelförmige Xylemplatte an der Wurzelbasis auftritt, wo gerade die Bildung der Seitenwurzeln am ausgiebigsten ist und deshalb nicht nur an den Polen, sondern auch an den Breitseiten auftreten müsste. Es fällt aber nicht weniger auf, dass eine derartige Neigung auch dann an den Polen der tafelförmigen Platte fortdauert, wenn sich diese nach dem Scheitel hin in mehrere einzelne aufgelöst hat, und dass sie sich erst später von den polaren in die lateralen Platten fortpflanzt.

Löst sich die tafelförmige Xylemplatte in mehrere auf, welche keilförmige Gestalt annehmen und nach der Peripherie zustreben, so kann mit der Bildung von polaren auch die von lateralen Seitenwurzeln stattfinden. Die bis dahin aufgehaltene Tätigkeit des Pericambiums an den Breitseiten der Stele wird auf einmal wieder aufgenommen und äussert sich oft in sehr ausgiebiger Weise. In einem besonderen Falle hatten sich nicht weniger als drei Seitenwurzeln an der Breitseite einer Stele gebildet, so dass die drei an dieser Seite vorhandenen Xylemplatten sich alle in gleicher Höhe und Richtung an der Bildung der Seitenwurzeln beteiligt hatten. Nur die relativ grosse Breite der Pericambiumbogen hatte verhindert, dass letztere zu einem einzigen Kegel verschmolzen.

Eine besondere Beachtung verdienen die Schizostelen, die bei den Bandwurzeln durch Spaltung der ursprünglichen Stele entstehen. Die Schizostelen verhalten sich in Bezug auf die Seitenbewurzelung je nach ihrer Lage verschieden. Die in der Mitte liegenden bilden im Vergleich zu den polaren meist keine Seitenwurzeln. Ein solcher Mangel ist vielleicht dadurch bedingt, dass die Trennung der einen von den anderen schon weit von der Basis der Mutterwurzel erfolgt, ferner auch dadurch, dass die in der Mitte liegenden eher als die polaren schwinden. In beiden Fällen sind sie arm an bildungsfähigen Elementen.

Auch im Vergleich zu den serialen, nur an der Basis mit ihrer Rinde verwachsenen Wurzeln zeichnen sich die Schizostelen durch ihre ausgiebigere Seitenbewurzelung aus. Aus einem derartigen Verhalten könnte man auf einen meristematischen Zustand der Schizo-

stelen schliessen. In der Tat brauchen die eben erst entstandenen Schizostelen keine grosse Selbständigkeit zu erreichen; denn auch kleine, aus einer einzigen Xylemplatte bestehende Stelen können bald nach ihrer Trennung von der Hauptstele Seitenwurzeln bilden. (Fig. 3, Taf. XVII.)

Dass diese Neigung, von der Basis nach dem Scheitel hin allmählich erlischt, entspricht ja dem normalen Verhalten. Allein sie hört nicht ganz auf, sondern äussert sich auch weit von der Basis durch die Bildung kleiner Vegetationskegel, die nur selten den ganzen Rindenmantel zu durchbohren vermögen.

Die Schizostelen verhalten sich in anderer Beziehung den sich regenerierenden Wurzeln ähnlich. Eben erst getrennte Schizostelen bilden Seitenwurzeln an ihren Innenpolen, also da, wo das Pericambium sich nachträglich gebildet hat. Bei längsgespaltenen sich regenerierenden Wurzeln erfolgt die Seitenbewurzelung meist an den Enden des rinnenförmigen Leitbündelkörpers, also da, wo das Pericambium sich ebenfalls regeneriert hat.

Stelen und Seitenwurzeln üben offenbar einen gewissen Einfluss auf einander aus. An der Berührungsfläche werden beide abgeflacht oder weisen sogar Spuren eines deutlichen Druckes auf. Die Spitze des Bildungskegels kann sogar wegen ihres meristematischen weichen Zustandes etwas ausgehöhlt werden (Fig. 2, Taf. XVII). Die Wirkung ist also eine gegenseitige, geht aber nie so weit, dass eine Durchbohrung der Stele durch die Seitenwurzel stattfindet, wie ich sonst in einem Fall bei einer Seitenwurzel erster Ordnung durch den Vegetationskegel einer Wurzel gleichen Grades im natürlichen Vegetationsboden beobachtet habe (LOPRIORE I, S. 20). Dass Ähnliches bei bandförmigen Wurzeln nicht vorkommt, ist meiner Ansicht nach auf verschiedene Gründe zurückzuführen: 1. handelt es sich um Wurzeln ungleichen Grades; 2. sind die Bildungskegel noch zu jung und daher nicht imstande, ältere Stelen zu durchbohren; 3. büssen die Vegetationskegel der Seitenwurzeln bei ihrem Vorschreiten in krummer oder in gegen die Mediane geneigter Richtung viel von ihrer mechanischen Kraft ein.

Nach PIERCE (I, S. 175) wuchsen die Nebenwurzeln von *Pisum*, deren Keimlinge auf lebende Zweige, Blätter oder Knollen verschiedener Pflanzen ausgesäet und eingegipst worden waren, immer nur im Grundparenchym, nie durch Gefässbündel oder Sklerenchymmassen hindurch.

Wie lässt sich die Neigung zur polaren Seitenbewurzelung erklären? Handelt es sich etwa um einen aus der bandförmigen Gestalt der Mutterwurzel stammenden Reiz oder um besondere anatomische oder trophische Verhältnisse?

Das Bestreben, die primären Xylemplatten und damit die über diesen befindlichen Stellen der Seitenwurzelbildung möglichst in die freie Richtung zu verlegen, wo die Nebenwurzeln ungehindert nach aussen gelangen können, würde man nach NOLL (I, S. 406) auf die „Morphästhesie", d. h. auf das von ihm angenommene Empfindungsvermögen der Pflanze für Form und Lage des eigenen Körpers zurückführen. Demzufolge brechen die Seitenwurzeln gekrümmter Mutterwurzeln aus der Konvex-, nicht aus der Konkavseite hervor.

Auf Grund dieser Vorstellung wäre die Bildung von Seitenwurzeln an den Aussen-, nicht aber an den Innenpolen distelischer Bandwurzeln erklärlich, denn nur die ersteren sind nach aussen verlegt und können deshalb viel leichter als die Innenpole Seitenwurzeln hervorbrechen lassen. Abgesehen aber davon, dass die Wurzelbildung an den Polen bandförmiger Wurzeln nicht so regelmässig wie an der Konvexseite gekrümmter Wurzeln auftritt, werden polare Seitenwurzeln zweifellos nicht nur an bandförmigen, sondern auch an fast zylindrischen Schizostelen gebildet werden, die im Vergleich zu den ersteren nicht so gedrückt sind und deshalb keinen Gegensatz zwischen Schmal- und Breitseite erkennen lassen (Fig. 5 und 7, Taf. XVII). In diesem Falle sieht man nicht ein, weshalb die in der Mitte, nicht an beiden Flanken polystelischer Wurzeln liegenden Stelen trotz ihrer inneren Lage zu einer polaren Seitenbewurzelung veranlasst werden (Fig. 1, Taf. XVIII).

Will man annehmen, dass die Schmalseite nur deshalb bevorzugt wird, weil sie im Vergleich zu der Breitseite die grösste Konvexität bietet, so beweist ein von mir beim Mais beobachteter Fall das Gegenteil, indem nicht weniger als vier parallel zueinander hervortretende Seitenwurzeln aus der flachen Breitseite und nicht aus der entgegengesetzten, weit nach aussen aufgetriebenen Seite hervorbrachen.

Dass die eine Stele irgend einen Reiz auf den aus der anderen hervorbrechenden Kegel ausübt und seine Richtung gewissermassen beeinflusst, ist kaum anzunehmen, denn der Kegel strebt nie in gerader Richtung nach der anderen Stele zu, sondern er biegt sich etwas seitwärts, so dass die Stele weder gedrückt noch durchbohrt wird. Um so weniger ist irgend ein anderer trophischer Reiz anzunehmen, denn solche in der Rinde kriechenden Seitenwurzeln können sowohl in horizontaler als auch — wie beim Mais — in vertikaler Richtung in der Rinde verlaufen.

Dass die Spannungsdifferenz im Pericambium der zwei antagonistischen Aussen- und Innenflanken oder der Breit- und Schmalseiten als Reiz wirkt, ist vielleicht nach den in neuester Zeit erschienenen Untersuchungen von MAX NORDHAUSEN (I, S. 614) anzunehmen.

Schlussbemerkungen.

Homotropie in der Bildung von Seitenwurzeln tritt als Regel, Antitropie nur als Ausnahme auf.

Entsprechend dem Wachstum der Wurzel in die Länge erscheint die longitudinale Homotropie als Regel, die transversale als Ausnahme.

Neigt die Wurzel zum bilateralen Bau, wächst sie also in der Querrichtung ungleichmässig, so zeigt sich dementsprechend auch eine transversale Homotropie, während die longitudinale Homotropie meist nach den Schmalseiten verlegt wird. Von diesen wird die äussere — d. h. die von der Mutterwurzel abgewandte Seite — meist bevorzugt.

Die polare Seitenbewurzelung erscheint als ein besonderer Fall der Exotropie, welcher wahrscheinlicherweise durch die Spannungsdifferenz im Gewebe der antagonistischen — Aussen- und Innen- — Flanken- oder der Breit- und Sckmalseiten bedingt wird. Gegen diese Auffassung spricht jedoch die Bildung von Seitenwurzeln in polarer Richtung auch an zylindrischen Stelen polystelischer Bandwurzeln.

Zitierte Literatur.

Köhler, Über plastische und anatomische Veränderungen bei Keim- und Luftwurzeln durch partielle, mechanische Hemmung. Dissertation, Leipzig 1902.

Lopriore, (I) La fasciazione delle radici in rapporto ad azioni traumatiche. Atti Accad. Gioenia, Vol. XVII. Catania 1903.

—, (II) Künstlich erzeugte Verbänderung bei *Phaseolus multiflorus*. Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XII, 1904.

—, (III) Verbänderung infolge des Köpfens. Jb.

—, (IV) Zwillingswurzeln. Wiesner-Festschrift, 1908.

Noll, Über den bestimmenden Einfluss von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln Thiel's Landwirtschaftliche Jahrb., Bd. XXIX 1900.

Nordhausen, Ueber Richtung und Wachstum der Seitenwurzeln unter dem Einfluss äusserer und innerer Faktoren. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XLIV. 1907.

Pierce, Das Eindringen von Wurzeln in lebendige Gewebe. Bot. Ztg., Bd. LII, I. Teil, 1894.

Van Tieghem, (I) Mémoire sur la racine. Ann. des sciences nat. V. Série, T. XIII, 1869.

Van Tieghem, (II) Sur les racines doubles et les bourgeons doubles des phanérogames. Journal de Botanique. T. I, 1887.
Vöchting, Über Organbildung im Pflanzenreich. I. und II. Teil, Bonn 1878 und 1884.
Vonhöhne, Hervorbrechen endogener Organe aus dem Mutterkörper. Flora, Bd. LXIII, 1880.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren wurden nach photographischer Aufnahme, die zuweilen auf Grund der mikroskopischen Präparate durch Zeichnung ergänzt wurde, lithographiert. Von der Vergrösserung sind nur annähernde Werte angegeben.

Tafel XVII.

Fig. 1–8 *Vicia Faba.*

Bildung homotroper Seitenwurzeln aus polar-inneren und polar-äusseren, sowie aus beiden Arten von Xylemplatten, auf Querschnitten dargestellt.

Fig. 1. Aus der linken Stele bricht ein Vegetationskegel hervor, der um die rechte Stele etwas herumbiegt und aus der Rinde derselben einen Streifen abreisst. Vergr. 30 : 1.

Fig. 2. Ein aus der rechten Stele hervorbrechender Vegetationskegel, der nicht in krummer, sondern in gerader gegen die Mediane geneigter Richtung der etwas weiter liegenden linken Stele zustrebt. An der Berührungsfläche werden sowohl der Leitbündelkörper als auch der Vegetationskegel abgeflacht und gar eingehöhlt. Vergr. 30 : 1.

Fig. 3. Eine aus einer eben erst getrennten Schizostele stark bogenförmig hervorbrechende Seitenwurzel. Die Wirkung des von derselben auf die Mutterstele ausgeübten Druckes tritt deutlich hervor. In beiden Stelen zeigt die Endodermis nur den Xylemplatten gegenüber die charakteristischen Durchlasszellen. Vergr. 30 : 1.

Fig. 4. Eine ebenfalls in krummer Richtung hervorbrechende Seitenwurzel. Der breite bogenförmige Verlauf derselben steht offenbar in Beziehung zu der grösseren Entfernung beider Stelen. Vergr. 30 : 1.

Fig. 5. Die zwei Seitenwurzeln der rechten Stele streben in polarer Richtung zu und verschmelzen trotz der zwischen ihnen liegenden Sklerenchyminsel zu einem einzigen Kegel Zu ihrer leichteren Verschmelzung trägt ohne Zweifel die besondere Lage der zwei Xylemplatten bei, die eine Neigung von etwa 45° zu der Längsebene der Wurzel zeigen. Es fällt dabei die fächerförmige Orientierung der Holzgefässstränge auf. Vergr. 30 : 1.

Fig. 6. Ein polar hervorbrechender Vegetationskegel. An seiner Bildung beteiligen sich eine polare und eine laterale Xylemplatte. Der laterale Kegel verschmilzt mit dem polaren infolge des allgemeinen Bestrebens, die polare Richtung einzuschlagen. Vergr. 30 : 1.

Fig. 7. Zwei in gleicher Höhe und Richtung aus einer äusseren und aus einer inneren Polarplatte einer distelischen Bandwurzel hervorbrechende Vegetationskegel. Der innere — in der Figur linke — Kegel zeigt schon frühzeitig das Bestreben, aus der Polarrichtung abzuweichen. Vergr. 30 : 1.

Fig. 8. Zwei in gleicher Höhe und Richtung hervorbrechende Vegetationskegel. Der linke von diesen übt auf den Leitbündelkörper der rechten Stele einen bedeutenden Druck und bedingt seine Abflachung. Vergr. 30 : 1.

Tafel XVIII.

Fig. 1—5. *Vicia Faba.* — Fig. 6. *Zea Mays.*

Bildung homotroper und antitroper Vegetationskegel aus mono- und polystelischen Bandwurzeln, auf Querschnitten dargestellt.

Fig. 1. Drei in gleicher Höhe und Richtung aus einer unfertig tetrastelischen Bandwurzel hervorbrechende Vegetationskegel. Vergr. 20 : 1.

Fig 2. Leitbündelkörper einer monostelischen Bandwurzel mit zwei aus beiden Flanken derselben in gleicher Höhe und in ungleicher Richtung hervorbrechenden Vegetationskegeln. Der grössere — in der Figur rechte — Kegel bricht aus der Aussenflanke, der kleinere — in der Figur linke — Kegel bricht aus der Innenflanke der Wurzel hervor. Vergr. 60 : 1.

Fig. 3. Leitbündelkörper einer nach der Breitseite hin gekrümmten Bandwurzel mit zwei in gleicher Höhe und Richtung hervorbrechenden Vegetationskegeln. Vergr. 40 : 1.

Fig. 4. Ein aus einer inneren Polarplatte einer distelischen Bandwurzel senkrecht zur Richtung der Mediane hervorbrechender Vegetationskegel, welcher die ganze interstelläre Breite einnimmt. Vergr. 30 : 1.

Fig. 5. Typischer Fall von Antitropie. Zwei in fast paralleler, entgegengesetzter Richtung aus je einer inneren Polarplatte einer distelischen Wurzel hervorbrechende Vegetationskegel. Die gegenseitige Behinderung erklärt die Abweichung aus der Polarrichtung. Vergr. 30 : 1.

Fig. 6. Aus den zwei gleichgerichteten Polen beider Schizostelen brechen in fast gleicher Höhe zwei Seitenwurzeln hervor, von denen die linke, aus dem Aussenpole hervorbrechende vom Schnitte quer getroffen ist, während die aus dem Innenpole hervorbrechende Seitenwurzel an der gegenüberliegenden Stele vorbeiwächst und fast den ganzen Rindenmantel durchbohrt. Vergr. 40 : 1.

10. Wilhelm Heidinger: Die Entwicklung der Sexualorgane bei Vaucheria.

Mit Doppeltafel XIX und 18 Textfiguren.

Eingegangen am 30. Dezember 1907.

A. Einleitung.

Das Problem der Entwicklung der Sexualorgane bei der Gattung *Vaucheria* hat schon eine Reihe namhafter Forscher beschäftigt. Seit VAUCHER 1803 der Vermutung Ausdruck gegeben hat, dass im „Hörnchen" der befruchtende Staub gebildet werde, wurden die verschiedensten Ansichten über die morphologische und physiologische Bedeutung der Antheridien und Oogonien geäussert, bis im Jahre 1855 PRINGSHEIM auf Grund genauer Beobachtungen den Befruchtungsvorgang bei *Vaucheria sessilis* schildern und damit die Sexualität sicherstellen konnte. Dieser grundlegenden Arbeit folgten bald andere, durch welche das Ergebnis PRINGSHEIM's bestätigt und bei einer grossen Zahl von Arten der Gang der Entwicklung der Sexualorgane, soweit rein äusserliche Momente in Betracht kommen, dargelegt wurde.

Aber nun erhob sich eine neue Streitfrage; sie betraf das Verhalten der Kerne im Oogonium, und das Chaos der zutage tretenden Meinungen erinnert lebhaft an die Phase des Vaucheriaproblems vor PRINGSHEIM. In der Annahme, dass in der jungen Oogonanlage mehrere Kerne vorhanden seien, herrschte zwar völlige Übereinstimmung, aber die Zygote wurde bald als ein-, bald als mehrkernig bezeichnet. Eine einkernige Oospore forderte eine Erklärung über die Herkunft des einen Kerns und den Verbleib der übrigen, und diese Frage erfuhr eine nur wenig zuverlässige Beantwortung. Sind die früheren Irrtümer wohl zweifellos auf mangelhafte mikroskopische Hilfsmittel zurückzuführen, so versagten in der Kernfrage die zur Lösung angewandten Methoden, nämlich die Färbung und Untersuchung ganzer Fäden.

Im Jahre 1894 nahm OLTMANNS unter besonderer Betonung der inneren Vorgänge das Problem der Entwicklung der Sexualorgane bei *Vaucheria* in Angriff, um es, wie seinerzeit PRINGSHEIM dasjenige der Sexualität, seiner endgültigen Lösung entgegenzubringen. Seine Untersuchung, welche die Beobachtung des Lebenden mit Mikrotomschnitten zu gegenseitiger Ergänzung kombinierte, förderte ein Resultat zutage, das am Ende der Arbeit, wie folgt, zusammengefasst ist:

„Die jungen Oogonien von *Vaucheria* enthalten eine grosse Anzahl von Kernen in annähernd gleicher Verteilung. Späterhin wandert ein Teil des Protoplasmas mit Chlorophyllkörpern und fast allen Kernen in den Tragfaden zurück. Nur ein Kern, der zukünftige Eikern, bleibt im Oogonium, welches erst durch eine Wand vom vegetativen Faden abgeschnitten wird, wenn alle übrigen Kerne usw. ausgewandert sind.“ —

Dieses Resultat blieb zehn Jahre ohne Widerspruch, bis im Jahre 1904 B. M. DAVIS in Chicago mit einer neuen Erklärung für die Entstehung des einkernigen Eis aus der vielkernigen Oogonanlage hervortrat. Angeregt wurde DAVIS zu seiner Untersuchung einmal dadurch, dass die von OLTMANNS behauptete Kernrückwanderung in der Oogenese anderer Organismen keine Parallele finde, und dann durch den Umstand, dass diese Art der Entledigung überflüssiger Kerne in Widerspruch stehe mit derjenigen verwandter Pilze, der Saprolegnien, einiger Peronosporales und gewissser Ascomyceten, bei denen Kerndegeneration stattfindet, der alle Kerne bis auf den bzw. die Eikerne zum Opfer fallen. Diese Kerndegeneration hält DAVIS auch für die *Vaucherien* zutreffend, und er findet sie bei der von ihm untersuchten *Vaucheria geminata* var. *racemosa*. Die zur Sache gehörige Stelle des „Summary of the investigation of *Vaucheria*“ lautet:

„The Oogonium is multinucleate at the time the cross wall is formed; but even then there is evidence of the degeneration which becomes much more pronounced later. In older oogonia the degenerating nuclei are found chiefly in the periplasm. They become exceedingly small, the nuclear membrane disappearing first, and finally nothing remains but granular matter, apparently nucleolar, which is finally lost in the cytoplasm of the cell. A single nucleus survives the general processes of degeneration. This becomes the gamete nucleus —“

Diese zwei Ansichten sind in ihrer Gegensätzlichkeit unüberbrückbar, es müsste denn bei den verschiedenen Spezies ein verschiedenes Verhalten der Kerne im Gang der Oogenese angenommen werden. Jedenfalls war durch die Publikation von DAVIS eine neue Untersuchung notwendig geworden, und ich unterzog mich mit

Freuden der Arbeit, als Herr Prof. OLTMANNS die Freundlichkeit hatte, mich mit derselben zu betrauen. Ich danke an dieser Stelle Herrn Prof. OLTMANNS für seine freundliche Unterstützung, und sage gleichzeitig Herrn Dr. P. CLAUSSEN meinen Dank, denn er hat mir bei den mannigfachen Untersuchungen vielfach seine Hilfe angedeihen lassen.

Um die Streitfrage zu einem befriedigenden Ende zu bringen, erschien es wünschenswert, die Untersuchung nicht auf das von den beiden Gegnern bearbeitete Material zu beschränken, sondern über möglichst viele den verschiedenen Gruppen der Gattung angehörige Arten auszudehnen. Es wurden deshalb untersucht aus der Gruppe

I. der Corniculatae sessiles
Vaucheria pachyderma Walz,

II. der Corniculatae racemosae
Vaucheria arrhyncha, eine vom Verfasser entdeckte neue Art,
Vaucheria terrestris,

III. der Anomalae
Vaucheria geminata und

IV. *Woroninia dichotoma*, die unter diesem Namen durch den Grafen zu SOLMS-LAUBACH als neue Gattung von den *Vaucherien* abgetrennt wurde.

B. Methode.

Das Material stammt mit Ausnahme der *Woroninia dichotoma* aus der näheren oder weiteren Umgebung Freiburgs und wurde, nachdem es an Ort und Stelle vom gröbsten Schmutz gereinigt war, in sauberem Papier vom Standort ins Institut getragen, wo ich es in gewöhnlichen Einmachegläsern in Quellwasser, das einem laufenden, nicht an die Wasserleitung angeschlossenen Brunnen entnommen wurde, kultivierte. Darin fruktifizierten fast alle Arten innerhalb 8—14 Tagen, die einen mehr, die andern weniger reichlich.

Nur *Vaucheria terrestris* machte Schwierigkeiten. Sie erzeugte nur an den Fäden Sexualorgane, die an der Wand des Gefässes hinaufgeklettert waren und aus dem Wasser hervorragten. Dieser Umstand bewog mich, ihr die gewünschten Bedingungen zu bieten, indem ich „Petrischalen" von 10 *cm* Durchmesser und 2 *cm* Höhe zur Anwendung brachte.

Diese Kulturgefässe haben den grossen Vorteil, dass man in ihnen die in der Natur auftretenden Differenzen der Wassermenge bis zu einem gewissen Grade imitieren kann. Man bringt in die Schale ein Stück des aus dem Freien geholten kurz geschorenen Rasens

und füllt soviel Wasser auf, dass der Rasen gerade bedeckt ist. Die Alge, die nun unter den für ihr vegetatives Wachstum günstigen Bedingungen steht, treibt horizontal nach allen Seiten lange kräftige Fäden. Diejenigen, welche vertikal wachsen, sind gezwungen sich umzubiegen. Nach etwa acht Tagen saugt man das Wasser nach und nach soweit ab, dass es nur noch in ganz dünner Schicht den Boden des Gefässes bedeckt. Schon nach wenigen Tagen setzt unter diesen neuen Verhältnissen eine reichliche Fruktifikation ein, und die Entwicklung lässt sich wenigstens in ihren grossen Zügen mit schwacher Vergrösserung ohne grosse Mühe verfolgen.

Zur Beobachtung intimerer Vorgänge kann man natürlich die Feuchte-Kammerkulturen nicht entbehren, und die kontinuierliche Beobachtung dieser erfordert viel Geduld, die in manch durchwachter Nacht auf die Probe gestellt wurde. Namentlich war das der Fall bei der Untersuchung von Algen aus der Gruppe der Corniculatae racemosae und der Anomalae; denn abgesehen davon, dass infolge der bei nächtlicher Beobachtung nötigen zeitweiligen grellen Beleuchtung viele Anlagen zugrunde gehen, verschieben sich die vielfach gekrümmten Organe dieser Gruppen während der Beobachtung häufig so ungünstig, dass das Resultat unsicher wird. Dazu kommt noch die verhältnismässig lange Dauer der Entwicklung, innerhalb welcher einzelne wichtige Stadien immerhin rasch vorüberziehende Erscheinungen sind.

Normal wachsende *Vaucherien* halten sich in ihrer Entwicklung meist an bestimmte Zeiten; es ist darum unerlässlich, vor der Fixierung die für gewünschte Stadien entsprechenden Zeiträume genau festgestellt zu haben. Ohne diese Kontrolle ist es wohl kaum möglich, mit Sicherheit in den Schnitten sich zurechtzufinden, und dann ist vagen Erklärungen Tür und Tor geöffnet Ein Beispiel möge das Gesagte erläutern: *Vaucheria pachyderma* zeigt das die Membranbildung einleitende Riss-Stadium mit nur geringen Verschiebungen zwischen 7 und 10 Uhr abends. Demnach kann man dieses Stadium nur bekommen, wenn man innerhalb der genannten Zeit fixiert. Wer etwa nur vormittags oder früh am Nachmittag die Fixierung vornähme, würde in seinen Präparaten vergeblich nach Oogonien dieser Entwicklungsstufe suchen. Wohl aber könnten Vakuolen, die zufällig an der Basis jüngerer Oogonien sich vorfinden, oder inhaltsleere Stellen, die vielleicht durch eine Verletzung des Fadens hervorgerufen worden sind, dazu verleiten, solche Bilder als normale Rissstadien zu betrachten. Es leuchtet ein, dass auf diese Weise Irrtümer entstehen können, die eine sorgfältige Verfolgung der Entwicklung am lebenden Objekt unmöglich gemacht hätte. Die Beispiele liessen sich für jede einzelne Entwicklungsphase vermehren. Die erforderliche Kontrolle lässt sich leicht mit

den oben beschriebenen Schalenkulturen anstellen und kann sich bei kleineren Rasen mit Hilfe des Mikroskops sogar über die ungefähre Zahl der in einem Paraffinblock enthaltenen bestimmten Stadien erstrecken, so dass ein Irrtum in der Erklärung der Schnitte nahezu vollständig ausgeschlossen ist.

Auch die Fixierung erfolgt in Schalenkulturen auf die denkbar einfachste Weise. Während bei Topfkulturen einzelne Büschel mit der Pinzette ausgezupft werden müssen, ein Verfahren, das nicht nur mühsam ist, sondern auch andere leicht begreifliche Nachteile mit sich bringen kann, hat man bei Schalenkulturen nur das Wasser abzugiessen und durch die Fixierungsflüssigkeit zu ersetzen. Wenn diese die nötige Zeit eingewirkt hat, trennt man die Fäden vermittelst einer Schere vom Substrat los und faltet sie in der von OLTMANNS angegebenen Weise zu kleinen Bündeln zusammen, die man dann, in Filtrierpapier eingewickelt, je nach der angewandten Methode weiterbehandelt. Als Fixierungsflüssigkeit kam $^1/_2$—1 prozentige Chromessigsäure zur Anwendung. Diese empfiehlt sich besonders deshalb, weil eine längere Einwirkung keine nachteiligen Folgen zeitigt. So hat man Zeit, mit aller Ruhe und Sorgfalt die Fäden, wie erwähnt, zu falten und in Bündel zu packen. Gegen die Verwendung von Osmiumsäure spricht die auch von andern Autoren gemachte Erfahrung, dass sie schon nach ganz kurzer Zeit eine starke Schwärzung des Materials verursacht, die sich kaum mehr durch Aufhellungsmittel beseitigen lässt.

Das Material wurde in Paraffin 5 μ dick geschnitten und mit Gentianaviolett-Eosin oder Gentianaviolett-Orange gefärbt. Durch das erstere Verfahren erzielt man äusserst übersichtliche Färbungen, während das letztere wegen der grösseren Schärfe der Färbungen den Vorzug verdient. Ebenfalls gute Resultate liefert die Färbung mit Haematoxylin-Nelkenöl. Doch eignet sie sich weniger für die vorliegende Arbeit, weil die Chlorophyllkörner sich dabei ähnlich färben wie die Kerne und weil sich aus diesem Grunde die Lagerungsverhältnisse der letzteren nur schwer übersehen lassen.

C. Untersuchung.

I. Gruppe der Corniculatae sessiles.

Die Antheridien sind horn- oder schneckenartig eingerollt und sitzen auf kurzen Seitenästen des Thallusfadens. In den reifen Oosporen sind ein oder mehrere unregelmässige rote, braune bis schwarze Flecken. Die Oogonien sitzen auf dem Thallusfaden oder sind kurz gestielt. Neben oder zwischen denselben steht ein Antheridium.

1. Vaucheria pachyderma Walz.

An den Anfang meiner Erörterungen stelle ich *Vaucheria pachyderma*; denn sie schliesst am natürlichsten an die von OLTMANNS behandelten Spezies *Vaucheria sessilis* und *Vaucheria aversa* an.

Vaucheria pachyderma ist eine unserer seltensten Arten; sie wurde von WALZ im Jahre 1866 beschrieben und benannt. Als Standorte finde ich nur drei angegeben, nämlich Blumentöpfe des botanischen Gartens zu Freiburg i. Br., ein Wassergraben im Mooswald, an welchen beiden Orten sie WALZ selbst gefunden hat, und die Normandie, wo sie LENORMAND sammelte. Eine Varietät *islandica* entdeckte F. BÖRGESEN in Island und publizierte in der „Botanisk Tidskrift“ 1899 ihre Beschreibung nebst Abbildung. Das vom Verfasser bearbeitete Material stammt von Blumentöpfen des botanischen Gartens in Freiburg i. Br.

Vaucheria pachyderma gehört mit einer Fadendicke von durchschnittlich 80 μ zu den derbfädigen Spezies. Antheridien und Oogonien sind gewöhnlich in der Einzahl vorhanden; nur selten findet man ein Antheridium in der Mitte zwischen zwei Oogonien. Die Antheridien sind am Ende kugelig oder beutelförmig angeschwollen und hängen an einem hakenförmig gekrümmten Stiele abwärts, mit der meist deutlich wahrnehmbaren Tendenz, die den übrigen Corniculaten eigene hornförmige Krümmung zu entwickeln. Die Krümmungsebene des Antheridiums bildet zur Mediane des Oogoniums meist einen Winkel von 90°; er kann aber eine Verminderung bis zur annähernden Parallellage beider Organe erfahren, und zwar ist nicht nur das Antheridium, sondern auch das Oogon befähigt, eine bis zur Querstellung zum Faden variierende Orientierung einzunehmen. Die Oogonien zeigen in der Form nicht unbedeutende Verschiedenheiten. Im grossen und ganzen kann man zwei Typen unterscheiden. Manchmal ist das Oogonium wie in Fig. 3—5, Tafel XIX, mit einer kurzen stielartigen Verlängerung an seiner Basis versehen und fast kugelig; zuweilen ist es aber auch sitzend und von ellipsoider bis eiförmiger Gestalt wie in der Fig. 2, Taf. XIX. Zwischen diesen extremen Formen gibt es alle Übergänge. Ähnliche Unterschiede weist auch die Schnabelform auf, die aber in der grossen Mehrzahl der Fälle eine Zwischenstellung zwischen den geradeaus gerichteten der *Vaucheria sessilis* und dem hakig-spitzwinkelig nach unten rückwärts gebogenen der *Vaucheria aversa* einnimmt. Was die eigentümlichen Membranverhältnisse der Oospore anbetrifft, denen sie ihren Namen verdankt, so verweise ich auf WALZ, der ihnen eine eingehende Beschreibung zuteil werden liess. Er bezeichnet die Oosporenmembran als doppelt, siebenschichtig.

Die Entwicklung der Sexualorgane.

Die Entwicklung der Sexualorgane von *Vaucheria pachyderma* ist, soweit ich in der mir zu Gebote stehenden Literatur ausfindig machen konnte, nur von WALZ verfolgt, aber nicht gesondert beschrieben worden; vielmehr erstreckt sich seine Schilderung nur über das Wesentliche aller von ihm beobachteten Formen, zu denen *Vaucheria sericea*, *terrestris* u a. gehören. Die inneren Umlagerungsprozesse sind sehr kurz behandelt; namentlich erfährt die für die vorliegende Frage wichtigste Erscheinung, das Wanderplasma, keine Erwähnung, und doch tritt es bei dieser Spezies so offensichtlich wie kaum bei irgend einer anderen zutage. Auch die Entwicklungszeiten, die WALZ im allgemeinen für alle, jedoch unbedingt sicher nur für *Vaucheria sericea* angibt, weichen in so erheblichem Masse, besonders was die ganze Dauer der Entwicklung angeht, von den von mir gefundenen ab, dass schon dieser Umstand eine genauere Beschreibung rechtfertigen wird.

a) Das Antheridium.

Im Laufe des Nachmittags gibt sich die Stelle des Fadens, die für die Anlage der Sexualorgane in Aussicht genommen ist, durch massenhafte Ansammlung von Ölkugeln in ausgeprägter Weise kund. Gegen 6 h abends erscheint dann am Faden die erste papillöse Vorwölbung mit einer von Chlorophyll und Ölkugeln freien Plasmazone an der Spitze. In den folgenden zwei Stunden wächst die Papille zu einem Gebilde aus, das keine oder nur ganz vereinzelt Ölkugeln und nur spärlich Chlorophyll, dagegen Plasma in grosser Menge enthält. Als zukünftiges Antheridium unterscheidet sich das Gebilde auf dieser Stufe von einem entstehenden vegetativen Seitenzweiglein nur durch die ungeheure Stoffansammlung im Tragfaden. Bald jedoch, nämlich nach 2–3 Stunden beginnt es, sich umzubiegen; immer ist an der Spitze der breite farblose Plasmasaum zu sehen. Nach und nach füllt sich der nicht gekrümmte basale Teil mit Chlorophyll und Öl, und bald zeigt er denselben grünen Farbenton wie der Faden, dem er aufsitzt. Der Spitze zu tönt sich das Grün infolge der seltener werdenden Chlorophyllkörner in allmählichen Übergängen bis zu der erwähnten farblosen Zone ab. Inzwischen ist die Spitze weiter gewachsen, und die Antheridienanlage besteht nunmehr aus einem aufsteigenden chlorophyllreichen und einem absteigenden chlorophyllarmen, aber plasmareichen Teil. Der letztere führt zwischen 3 h und 4 h morgens eine schwache Biegung nach rückwärts aus. Auf dieser Stufe, also nach etwa zehnstündiger steter Streckung stellt die Antheridienanlage ihr Längenwachstum ein. Äusserlich bemerkt man von nun an weiter nichts, als dass die

Spitze keulig bis kugelig anschwillt (Fig. 1, Tafel XIX). Gegen 6 h morgens tritt diese Erweiterung schon deutlich hervor; im Laufe des Tages wächst sie sich zu ihrer definitiven Grösse aus (Fig. 3—5, Taf. XIX). Die Zuwanderung der Chromatophoren in die Antheridienanlage hörte mit ihrem Längenwachstum auf. Die an sich schon wenigen Chlorophyllkörner, die im apikalen Teil der Antheridienanlage liegen, verteilen sich in demselben Masse, in dem dieser sich erweitert, auf den vergrösserten Raum. So kommt es, dass sie in der eigentlichen Antheridialzelle nur äusserst spärlich vertreten sind. Ölkugeln halten sich von der Partie, welche später zum Antheridium wird, überhaupt fern. Einzelne, die sich etwa über die Grenze verirrt haben, werden vor der Abtrennung des Antheridiums durch eine Wand in den Stielteil zurückbefördert. Die Vorbereitungen zur Anlage der Membran vollziehen sich im Laufe des Nachmittags, so dass die Membran selbst nach vorausgegangener Rissbildung unter den schon mehrfach beschriebenen Formalitäten zwischen 6 h und 7 h abends angelegt wird. Das Antheridium ist jetzt, soweit die äusserlich wahrnehmbare Gestaltung in Frage kommt, nach einer über 24 Stunden sich erstreckenden Entwicklung fertig. Die bis zum Befruchtungsvorgang noch übrige Zeit von 6—7 Stunden wird zur Bildung von Spermatozoiden verwendet. Die eigentliche Spermatozoidbildung konnte jedoch bei der Dicke des Beutels im Leben nicht verfolgt werden. Der Stiel des Antheridiums entleert, nachdem die Wand aufgetreten ist, langsam seinen Inhalt in den Faden zurück, was bald durch hellere Färbung angezeigt wird.

b) Das Oogonium.

α) Nach dem Lebenden.

Das männliche Sexualorgan geht dem weiblichen in seiner Entwicklung etwa 10 Stunden voran. Erst gegen 10 h morgens, wenn das Antheridium bereits seine endgültige Länge erreicht hat, tritt die zum Oogon bestimmte Papille in die Erscheinung. Schon auf dieser frühen, aber noch mehr auf den unmittelbar folgenden Stufen unterscheidet sich das junge Oogon durch die mehr in die Breite gehende Anlage von einem jungen Antheridialzweig. Auffallend ist, wie nicht nur direkt unterhalb der Papille, sondern auch zu beiden Seiten die Ölkugeln im Faden zurückweichen, was jedenfalls mit dem reichlichen Zustrom von Protoplasma zusammenhängt. Die kuppelförmige Vorwölbung streckt sich in den nächsten 2 Stunden zu einem kurz cylindrischen, oben flach gerundeten Höcker, welcher unterhalb der auch hier sichtbaren Plasmakappe eine breite von Chloroplasten erfüllte Zone besitzt. Erst an diese Zone schliessen sich basalwärts Ölkugeln an. Nun (Fig. 1,

Tafel XIX) beginnt sich das Oogon am apikalen Ende zu verbreitern. Gleichzeitig rückt der Plasmasaum auf die dem Antheridium zugekehrte Seite, wo er, nach beiden Seiten hin sich langsam verlierend, eine Art Spitze bildet. Die Chromatophoren drängen sich im hinteren und oberen Teil bis dicht an die Membran heran; auch das Öl folgt, so dass die grüne, ölfreie Zone auf einen schmalen Saum reduziert wird. In dieser Zeit setzt auch ein eminent starkes Wachstum ein. In Verbindung damit werden die Ölkugeln, die sich zu Beginn der Oogonbildung im Faden angesammelt hatten, bis auf einen geringen Bruchteil in das Oogon übergeführt. Innerhalb der nächsten 5—6 Stunden wird das Oogon auf seine grössten erreichbaren Dimensionen gebracht, was gegen 2 h mittags der Fall sein dürfte. Um diese Zeit erscheinen auch die ersten Anzeichen beginnender Schnabelbildung. Der oben erwähnte, dem Antheridium zugekehrte protoplasmatische Saum wölbt sich augenfällig vor. Die Vorwölbung (Fig. 2 usw., Tafel XIX) nimmt rasch an Grösse zu und bildet nach etwa 4 Stunden einen mit vollständig farbloser, kristallklarer Flüssigkeit gefüllten Fortsatz, der einem Vogelschnabel nicht unähnlich sieht.

Das erste Sichtbarwerden des Schnabels markiert einen Wendepunkt in der Entwicklungsgeschichte des Oogoniums. Zunächst beobachtet man, dass die Ölkugeln, die bis nahe an die Oogonmembran herangetreten waren, etwas zurückweichen. Dadurch entsteht ein grüner, von Ölkugeln freier Saum. Anfangs undeutlich, nimmt er bald an Schärfe zu. Es dauert nicht lange, so lenkt eine andere Erscheinung die Aufmerksamkeit auf sich. Unmittelbar oberhalb der Schnabelanlage wird eine eigentümliche, ins Gelbliche gehende Färbung (in den Figuren grau wiedergegeben) bemerkbar. Die Stelle, wo die Färbung erstmals auftritt, ist schwer zu begrenzen; sie gewinnt aber zusehends an Ausdehnung und umrandet in der Fig. 2, Tafel XIX, d. i. gegen 4 h mittags den ganzen konvex gebogenen Rücken des Oogons. Der anfänglich helle Farbenton hat allmählich eine dunklere, gelbbraune Nuance bekommen. Nach innen zu wird die gelbbraune Zone durch die scharf konturierte Masse der zurückgedrängten Ölkugeln begrenzt, nach aussen hin verliert sie sich in das Grün des Chlorophylls. Nur kurze Zeit bietet sich dieses Bild dar; denn alsbald zieht sich die gelbbraune Substanz von der vorderen Partie zurück; sie sammelt sich in der dem Schnabel gegenüberliegenden Ausbuchtung des Oogons in einer durch die Fig. 3, Tafel XIX, dargestellten auffallenden Mächtigkeit an. Dann schiebt sich (Fig. 4, Tafel XIX) die ganze Masse, wie unter dem Mikroskop mit Zuhilfenahme des Mikrometerokulars leicht verfolgt werden kann, aus dem Oogon heraus. Indem sie sich Bahn schafft, drängt sie die Ölkugeln in scharfer Begrenzungslinie nach dem Innern

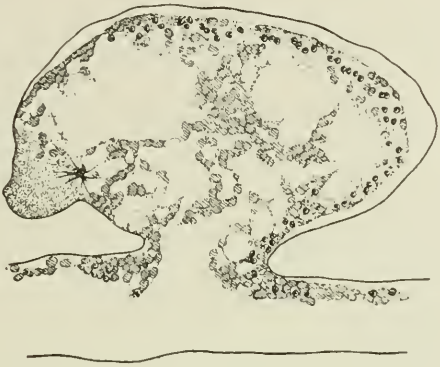
zu zurück. Besonders anschaulich ist in dieser Beziehung das Stadium der Fig. 4, Tafel XIX, wo das Wanderplasma — denn als solches hat sich die gelbbraune Masse zu erkennen gegeben — den kurzen Stiel des Oogoniums zu passieren im Begriffe steht. Im Faden angelangt (Fig. 5, Tafel XIX), rückt das Wanderplasma in der dem Schnabel abgewandten Richtung weiter. Zunächst hält es noch zu einem Klumpen zusammen; dann aber verteilt es sich in dem umgebenden Fadeninhalt, und endlich entzieht es sich, indem es immer mehr verblasst, ganz der Beobachtung. Mittlerweile sind die zurückgedrängten Ölkugeln wieder an die Membran vorgerückt und haben den vom Wanderplasma verlassenen Raum besetzt. Zwischen 8 h und 9 h abends erweist sich, wie die Fig. 5, Tafel XIX, zur Anschauung bringt, das Oogon von Wanderplasma vollständig frei. Dafür hat es aber auch den letzten Rest des im Faden angehäuften Öles in sich aufgenommen. Und nun nimmt unverzüglich die Rissbildung ihren Anfang; um 9 h abends ist sie in vollem Gang; kurz nach 10 h erreicht sie mit der fertigen Membran ihren Abschluss. Daran anschliessend finden die zur Vorbereitung des Befruchtungsaktes notwendigen Umlagerungen statt. Diese vollziehen sich jedoch in so vollständiger Übereinstimmung mit den von OLTMANNS für *Vaucheria sessilis* geschilderten, dass ich mir weitere Ausführungen schenken kann. Die Befruchtung erfolgt gegen 11 h abends. Eine Eikontraktion wie bei *Vaucheria aversa* tritt nicht ein.

β) Nach Schnitten.

In der Erörterung der inneren Vorgänge kann ich mich in dem, was die jungen Stadien angeht, kurz fassen; denn die Ausführungen von OLTMANNS und DAVIS lauten in diesem Punkte übereinstimmend. Beide Autoren finden das junge Oogonium vielkernig; OLTMANNS schildert zudem die auf diesen Stufen stattfindenden Umlagerungen des näheren und veranschaulicht die Verhältnisse an der Hand von mehreren Bildern, so dass ich mich mit einem Hinweis auf diese Arbeit begnügen kann.

Die Widersprüche erheben sich erst mit dem Stadium, das etwa der Fig. 2, Taf. XIX, entspricht. Ehe ich nun in die Darstellung der folgenden Phase der Oogonentwicklung eintrete, möchte ich eine kurze Erörterung, die das Wanderplasma zum Gegenstand hat, vorausschicken. Diese eigentümliche Erscheinung wurde von OLTMANNS bei *Vaucheria sessilis* und *Vaucheria aversa* nach fortgesetzter Beobachtung lebenden Materials entdeckt. Die Paraffinschnitte führten den genannten Autor dazu, das Wanderplasma als das Mittel zu betrachten, mit dem das Oogon sich der überflüssigen Kerne entledige. DAVIS dagegen sah keinerlei Anzeichen, die auf einen Kernrückzug schliessen

liessen; allerdings liegt seinen Untersuchungen eine Spezies aus einer anderen Gruppe zugrunde. Da nun die zur Bearbeitung vorliegende *Vaucheria pachyderma* das Wanderplasma in so hervorragender Deutlichkeit zeigt, ist nach dieser Seite hin die Übereinstimmung mit OLTMANNS evident. Es bleibt nur noch übrig,



1





2a 2b

Fig. 1. *Vaucheria pachyderma.*

1. Oogon mit Wanderplasma, das dem Stadium der Fig. 2, Taf. XIX, entspricht. Sammlung der Wanderkerne am Rücken des Oogons. 2a. Wanderplasma, dem Stadium der Fig. 4, Taf. XIX, entsprechend. Rückzug der Kerne aus dem Oogon. 2b. Schnabel und Eikern von 2a. — ZEISS' Apochr. 1,30/2,00, Komp. Okul. 4.

festzustellen, in welchem Zusammenhang das Wanderplasma mit der umstrittenen Kernfrage steht, bzw. ob ein solcher Zusammenhang überhaupt existiert. Ist, wie OLTMANNS behauptet, das Wanderplasma das Mittel zur Entfernung überflüssig gewordener Kerne aus dem Oogon, so muss einerseits der durch seine Lage unzweideutig bestimmte Plasmastreifen Kerne in einer im Vergleich zu ihrer gewöhnlichen Verteilung auffallenden Anzahl aufweisen; andererseits

muss das Oogon alle Stufen der Kernsammlung und -entleerung geben.

Der Klarlegung dieses Punktes dient die Text-Fig. 1, 1 2a, b. Das Stadium der Text-Fig. 1, 1 entstammt dem Material, das nachmittags zwischen 3 h und 4 h fixiert wurde. Es ist also zeitlich neben das Stadium der Fig. 2, Taf. XIX, zu stellen. In Text-Fig. 1, 1 liegen die Kerne in grosser Zahl an der Peripherie des Oogons und sind nach aussen hin von einer Lage von Chromatophoren umrandet. Genau dieselben Verhältnisse zeigt die Fig. 2, Taf. XIX. Man hat nur die gelbbraune Zone, deren Zusammensetzung am Lebenden nicht zu ermitteln war, mit der die Kerne enthaltenden Plasmaschicht der Text-Fig. 1, 1 zu identifizieren. Dass aber beide wirklich identisch seien, ist bei einem Vergleich der angezogenen Figuren unschwer zu erraten. Noch überzeugender spricht die Text-Fig. 1, 2a, ein Stadium, das zwischen 8 h und 9 h abends zur Fixierung gelangte und demjenigen der Fig. 4, Taf. XIX, zeitlich sehr nahe kommt. Das Oogonium der Text-Fig. 1, 2a zeigt in der vorderen, mittleren und dorsalen Partie keinen Kern; dagegen liegen die Kerne in dichtgedrängten Haufen hauptsächlich da, wo das Oogon durch eine halsartige Einschnürung mit dem Tragfaden kommuniziert, ausserdem noch in diesem letzteren selber, und zwar in der dem Oogonschnabel abgewandten Richtung. Auch in diesem Präparat liegen die Kerne nicht zu äusserst, sondern werden durch Chlorophyllkörner zur Oogon- bzw. Fadenmembran hin begrenzt. Werfen wir nun einen Blick auf die korrespondierende Fig. 4, Taf. XIX, die ein nach dem Leben gezeichnetes Bild derselben Entwicklungsstufe gibt, so unterliegt es wohl keinem Zweifel mehr, dass die in Text-Fig. 1, 2a dargestellte Kernanhäufung und die gelbbraune Zone der Fig. 4, Taf. XIX, ein und dasselbe seien. Damit findet sich die OLTMANNSsche Auffassung des Wanderplasmas bei *Vaucheria pachyderma* bestätigt.

Die zwei Bilder 1 und 2a, Text-Fig. 1, halte ich neben der ausführlichen bildlichen Darstellung des Entwicklungsganges, wie er sich am Lebenden beobachten lässt, für beweiskräftig genug, um von weiteren Reproduktionen von Präparaten absehen zu können. In der Arbeit wird übrigens noch öfters Gelegenheit geboten sein, das etwa Mangelnde nachzuholen.

Durch die obige Auseinandersetzung sind die inneren Vorgänge der Oogonentwicklung, wie sie sich vom Stadium der Fig. 2, Taf. XIX, an, bei der wir stehen geblieben sind, abspielen, eigentlich schon vorgezeichnet. In Stadien, die der Fig. 1, Taf. XIX, entsprechen, liegen die Kerne mit den von OLTMANNS beschriebenen Modifikationen in der ganzen Oogonanlage zerstreut. Eine Änderung in den Lagerungsverhältnissen der Kerne tritt erst dann ein, wenn das Oogonium sein Grössen-

wachstum bereits eingestellt hat. Dann rücken die Kerne aus den die Vakuolen durchsetzenden Plasmasträngen auf allen Seiten an die Peripherie des Oogons, von wo sie die Ölkugeln nach dem Innern zu verdrängen. Gleichzeitig treten die Kerne, die sich in grösserer Zahl an der Spitze des Oogons vorfanden, den Rückzug an. So kommt es zuerst über der Schnabelanlage zu einer grösseren Anhäufung von Kernen. Die periphere Sammlung der Oogonkerne schreitet inzwischen fort und erreicht endlich den in Text-Fig. 1, 1 dargestellten Grad. Innerhalb der nächsten 2 Stunden wird der ganze vordere Teil des Oogons (Fig. 3, Taf. XIX) von Kernen entblösst. Der Oogonhals, in welchem sich die dem Oogon zuströmenden Ölkugeln stauen, verhindert vorerst eine glatt von statten gehende Entleerung in den Faden. Bis sich der freie Durchtritt für die Wanderkerne ermöglicht, vergeht einige Zeit. Während dieser drängen sich die Kerne, wie es die Fig. 9, Taf. XIX, zeigt, in der hinteren ausgebuchteten Region des Oogons in breiten Massen zusammen. Endlich treten die Ölkugeln beiseite, und nun schiebt sich, wie die Text-Fig. 1, 2a und die Fig. 4, Taf. XIX, deutlich zur Darstellung bringen, die ganze Kernmasse durch den Oogonhals hinaus in den Faden. Erst wenn der letzte Kern das Oogon verlassen hat, vollzieht sich die Bildung der Scheidewand, die das Oogon vom Faden abtrennt.

Unberührt von der Wanderung der Kerne bleibt der Eikern. Durch irgend eine Kraft festgehalten, behauptet er seine Lage am Grunde des in Bildung begriffenen Schnabels. Meist bevorzugt er eine Stelle in der ventralen Hälfte, wie er sie in der Text-Fig. 1, 1 inne hat. Solange die Kerne am Schnabelende des Oogons noch in Mehrzahl vorhanden sind, ist es unmöglich, einen von ihnen auch nur mit annähernder Bestimmtheit als den zukünftigen Eikern zu bezeichnen. Bald jedoch, nachdem die Kernwanderung begonnen hat, tritt er nicht nur durch seine Lage, sondern auch durch veränderte Strukturierung scharf hervor. Darüber Bestimmteres auszusagen, verbietet die bedauerliche Kleinheit des Objekts. Dass aber Veränderungen, und zwar nicht bloss solche der Grösse mit dem Eikern vorgehen, kann mit Sicherheit behauptet werden. Der Eikern in Text-Fig. 1, 1 z. B. ist in eine schwache Spitze ausgezogen, die in einem stark gefärbten Körperchen endigt. Von diesem gehen zarte, radial gerichtete Plasmafäden aus, von denen einige deutlicher sichtbar sind. Auch der Eikern des Oogons der Text-Fig. 1, 2a, der in einem anderen Schnitt getroffen wurde und in Text-Fig. 1, 2b dargestellt ist, zeigt diese Erscheinung. Ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich diesen Apparat als Centrosoma mit Polstrahlung anspreche. Seine Lage am Schnabel des Oogons gibt der Eikern erst kurz vor dem

Befruchtungsakt auf; er zieht sich dann in eine mehr zentral gelegene Partie zurück, wo er bei befruchteten Oosporen immer angetroffen wird.

Vaucheria (Woroninia) dichotoma.

Auf Grund dessen, was OLTMANNS früher ausführte und ich soeben an *Vaucheria pachyderma* geschildert habe, und auch auf Grund dessen, was noch über andere Formen später zu berichten sein wird, war es erwünscht zu erfahren, wie sich in der vorliegenden Kernfrage die etwas abseits stehende *Vaucheria dichotoma* verhalte. Denn es unterliegt wohl kaum einem Zweifel, dass dieses entwicklungsgeschichtliche Moment bei der Erwägung, ob die Aufstellung einer neuen Gattung berechtigt war oder nicht, bedeutend in die Wagschale fallen muss.

Ich würde *Vaucheria dichotoma* ganz an den Anfang gestellt haben, wenn die Beobachtungen absolut vollständige wären. So schliesse ich sie an *Vaucheria pachyderma* an.

Die Arbeiten über diese Alge waren leider dadurch etwas behindert, dass ich das Material nicht in der Nähe hatte, sondern von Nauheim beziehen musste. Lücken mussten bleiben trotz der grossen Liebenswürdigkeit, mit der Herr Apotheker Dr. WERNER meine Wünsche um gütige Zusendung von Material, so oft sie auch geäussert wurden, stets in bereitwilligster Weise erfüllte. Auch Herrn Privatdozenten Dr. KÜSTER bin ich für eine Sendung aus Halle zu Dank verpflichtet.

Die Rasen trugen, wenn sie aus Nauheim eintrafen, im unteren entfärbten Teil der Fäden reichlich befruchtete Oogonien und entleerte Antheridien, während die oberen gesunden grünen Teile immer steril waren. Eine Ausnahme machte nur eine am 1. Mai 1906 angekommene Sendung. Diese hing auch an noch gesunden Fäden dicht voll der fraglichen Organe, wodurch die Angabe des Grafen SOLMS, dass *Vaucheria dichotoma* im Freien im Laufe des Aprils fruktifiziere, eine Bestätigung erfährt.

Die Rasen wurden in Lösungen, welche aus käuflichem Seesalz teils mit Brunnenwasser, teils mit destilliertem Wasser hergestellt wurden, kultiviert. Der Prozentsatz dieser Lösungen wechselte von von 0,1 bis 5 pCt. Daneben kam auch gewöhnliches Brunnenwasser zur Anwendung. In Lösungen von 3 bis 5 pCt. starben die Algen alsbald ab. Das ist nicht zu verwundern, da sie ja mit besonderer Vorliebe die Brackwässer der Küsten und der binnenländischen Salzgebiete bewohnen. In allen anderen Wässern gedieh sie gut; doch war das Wachstum in 1prozentiger Lösung entschieden bevorzugt. Sexualorgane entstanden in reinem Brunnenwasser bis zu

0,6prozentiger Salzlösung; doch war es deutlich, dass diese in den Kulturen an Massenhaftigkeit gegenüber den wildwachsenden Algen ganz bedeutend zurücktraten. Gar keine Sexualorgane wurden in den Wintermonaten, das ist von November bis Februar gebildet, eine Tatsache, die im Winter 1905-06 festgestellt wurde und im folgenden Jahr sich bestätigte. Auch die durch die Arbeiten von KLEBS angeregten Experimente mit künstlicher Beleuchtung blieben während des Winters erfolglos. Unter solchen Umständen blieb nichts anderes

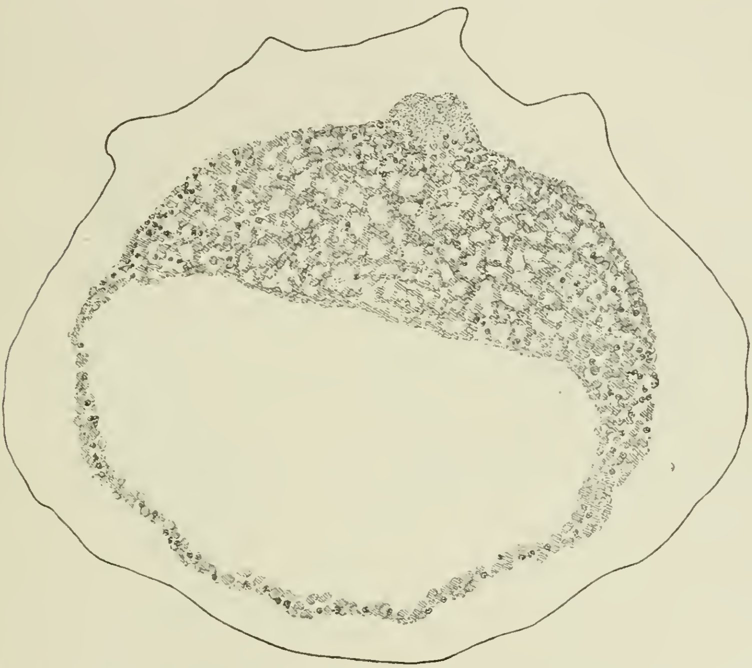


Fig. 2. *Vaucheria (Woroninia) dichotoma.* Schiefgeführter Längsschnitt durch ein Oogon, das dem Stadium der Fig. 8, Taf. XIX, entspricht. Die Kerne liegen in der ganzen oberen Zone zerstreut. In der Papille der mutmassliche Eikern. ZEISS' Apochr. 1,30/2,00. Komp.-Okul. 4.

übrig, als die fruktifizierenden Fäden, die mit der Lupe ohne grosse Schwierigkeit zu sehen sind, einzeln auszuzupfen, um die Oogonien der Beobachtung und weiteren Behandlung überhaupt unterwerfen zu können. Daraus erklärt es sich, dass nicht alle Stadien mit solcher Lückenlosigkeit aufgefunden werden konnten, wie es in den andern Fällen möglich war.

Zunächst gelang es mir nicht, die erste Vorwölbung des Oogoniums zu beobachten. Das jüngste Stadium, das ich sah und auch in Schnitten bekam, war nahezu ausgewachsen und zeigte einen verhältnismässig dünnen protoplasmatischen Wandbelag, in welchem die

kleinen Chlorophyllkörner und die von SOLMS für Eiweisskörperchen gehaltenen farblosen Inhaltsbestandteile unregelmässig, aber überall in gleicher Dichte zerstreut lagen. Es besass eine einheitliche hellgrüne Färbung. Bald aber veränderte sich dieses Bild dadurch, dass am Scheitel unterhalb der Papille (s. Fig. 8, Taf. XIX) eine tief dunkelgrüne Zone entstand, die sich in der Richtung zur Ansatzstelle des Oogons langsam vorschob; dadurch markierte sie ihre Grenze gegen den helleren basalen Teil stets ausserordentlich scharf. Anfänglich der Meinung, dass es sich bei diesem Vorgang um eine krankhafte Störung der Entwicklung handle, wurde ich bald eines anderen belehrt; denn die Erscheinung wiederholte sich bei allen Oogonien, deren Entwicklung ich unter dem Mikroskop verfolgte. Die Paraffinschnitte lieferten die Erklärung:

Während bei jungen Oogonien — bis zu welchem Alter vermag ich leider nicht anzugeben — der ganze innere Raum eine grosse zentrale Vakuole darstellt, die von dem erwähnten Plasmabelag umhüllt wird, sammelt sich auf der in Rede stehenden Stufe der Fig. 8, Taf. XIX und der Text-Fig. 2 das Plasma mit all seinen Einschlüssen an der Spitze an. Dieses ist jedoch nicht homogen, sondern es lässt zahlreiche kleine Vakuolen erkennen. Dadurch kommt die maschige Struktur zustande, die sowohl am lebenden Objekt (Fig. 8, Taf. XIX), als auch an Schnitten (Text-Fig. 2) sichtbar ist.

Nunmehr beginnt, wie bereits angedeutet wurde, die obere fast blaugrüne Kappe nach unten hin sich auszudehnen; sie wird heller und schaumiger (Fig. 7, Taf. XIX und Text-Fig. 2). In dem Masse, wie sie sich vergrössert, wird die untere Partie basalwärts gedrängt. Die Bewegung geht nicht immer gleichmässig vor sich, und so kommt es häufig zu einer Schiefstellung der begrenzenden Fläche. Auf diesem Wege wird schliesslich die untere helle Plasmamasse ganz aus dem Oogon herausgedrängt. Dass sie in den Faden eintrete, erkennt man an der bräunlich gelben (in der Figur grau wiedergegeben) Färbung, die nunmehr hier bemerkt wird (Fig. 6, Taf. XIX). Gleichzeitig wird im ganzen Oogon die Vakuolisierung stärker oder grobmaschiger. Besonders langsam vollzieht sich die Auswanderung des Plasmas vom Stadium der Fig. 7, Taf. XIX, an. Dies erklärt sich auf einfache Weise durch die Enge des Kanals, der die Verbindung zwischen Oogon und Faden vermittelt.

Dass die bräunlichgelben Massen in den unteren Regionen des Oogoniums weiter nichts sind als das Wanderplasma, besagt ohne Worte die Text-Fig. 3a. Aus der angezogenen Figur ergibt sich auch, dass die Papille an der Spitze des Ganzen den Eikern beherbergt. Derselbe ist schon in Text-Fig. 2 erkennbar oder doch wenigstens zu erraten. In Text-Fig. 3b tritt er uns mit all den Strahlen entgegen, die wir schon besprochen haben und noch besprechen werden.

Das Wanderplasma rutscht langsam aus dem Oogon hinaus, bleibt noch eine Zeitlang im Faden sichtbar und entzieht sich dann der Beobachtung. Inzwischen ist die das Oogon abschliesssende

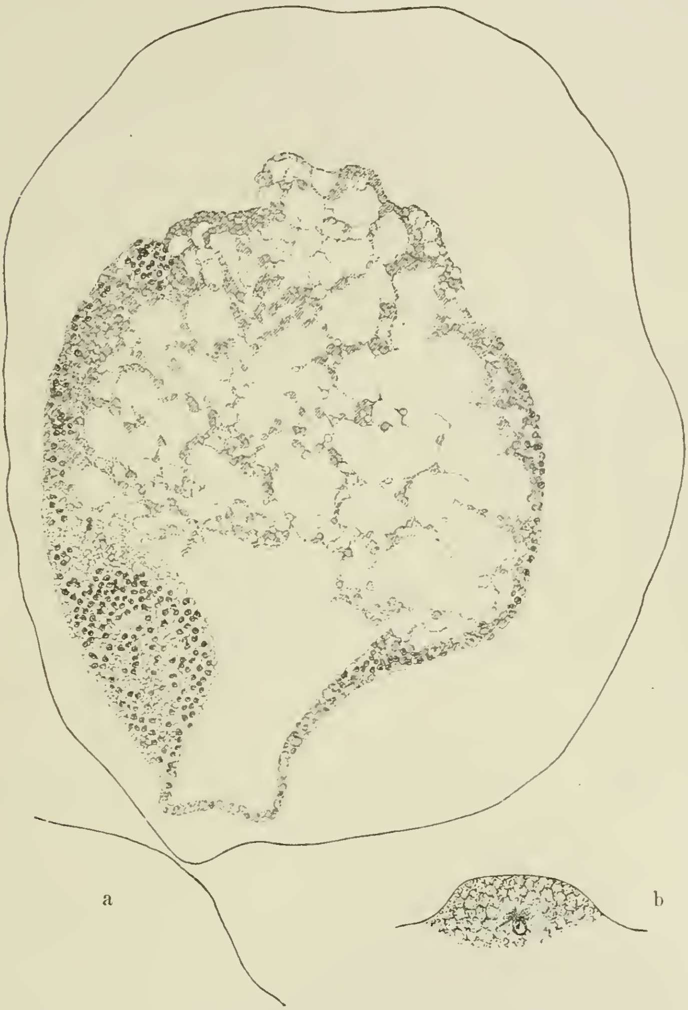
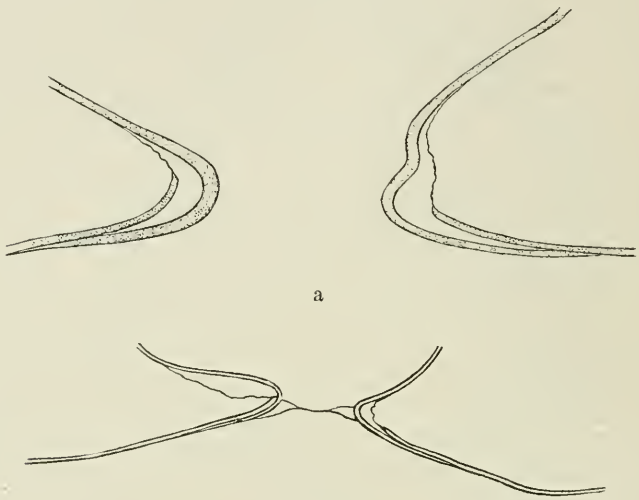


Fig. 3. *Vaucheria* (*Woroninia*) *dichotoma*. a schiefgeführter Längsschnitt durch ein Oogonium, das annähernd dem Stadium der Fig. 7, Taf. XIX, entspricht. Die Kerne haben sich an der Peripherie des Oogons gesammelt und sind auf dem Rückzug aus dem Oogon begriffen. ZEISS' Apochr. 1,30/2,00. Komp.-Okul. 4. b Papille mit Eikern zu a. ZEISS' Apochr. 1,30/2,00. Komp.-Okul. 6.

Membran zustande gekommen. Ihre Bildung lässt sich am Lebenden wegen der ungünstigen Lage des Kanals sehr schwer genau verfolgen. Doch sprechen alle Anzeichen dafür, dass sie in der für die *Vaucherien* üblichen Weise geschieht; wenigstens konnte beobachtet

werden, wie vor dem Auftreten der Scheidewand der Verbindungskanal vollkommen inhaltsfrei und klar farblos war.

Dass eine Abweichnung von anderen Vaucherien nicht gegeben sei, ergibt sich mit einiger Sicherheit aus Bildern wie Text-Fig. 4b; solche Querwandbildungen treten bei Oogonien und Antheridien gleichmässig auf. Die Angaben von SOLMS, dass der Kanal an der Basis des Oogoniums durch sukzessive Einschnürung von den Seiten her verschlossen werde, dürfte nicht zutreffen. Die Bilder, wie Fig. 4a, aus welchen SOLMS seine Schlüsse zog, kommen dadurch zustande,



a

b

Fig. 4. *Vaucheria* (*Woroninia*) *dichotoma.* a Verbindungskanal zwischen Oogon und Faden. ZEISS' Apochr. 1,30/2,00. Komp.-Okul. 6. b Scheidewand eines Antheridiums. ZEISS' Apochr. 1,30/2,00. Komp.-Okul. 4.

dass die Membran der Höckerchen, welche zu Oogonien werden sollen, infolge des enormen Wachstums der Anlagen gesprengt und nun von innen heraus durch eine neue ersetzt wird. Infolge dieses Durchbruches umgibt dann die alte Wandung die Basis des Oogoniums gleichsam mit einem Kragen.

III. Gruppe der Corniculatae racemosae.

Die horn- oder schneckenartig eingerollten Antheridien stehen endständig auf einem Fruchtast, an dem unterhalb seitwärts die Oogonien sitzen. In den reifen Oosporen sind ein oder mehrere unregelmässige rote, braune bis schwarze Flecken.

3. Vaucheria arrhyncha nov. spec.

a. Beobachtung am Lebenden.

Diese bis jetzt noch nicht beschriebene Art fand ich anfangs September 1905 in einem Wiesengraben bei der Ortschaft Neuhäuser bei Littenweiler unweit Freiburg i. Br. Sie wurde von Mitte September bis Mitte Oktober von mir in feuchten Kammern beobachtet. Das Material zu diesen entnahm ich Kulturen, die in gewöhnlichem Brunnenwasser angelegt waren. Leider versäumte ich es, zu rechter Zeit Material in Alkohol oder in getrocknetem Zustand zu konservieren, und seitdem ist es mir verschiedener ungünstiger Verhältnisse wegen nicht mehr gelungen, dieser Spezies habhaft zu werden. Doch gebe ich die Hoffnung nicht auf, sie wieder in meinen Besitz zu bringen, was umsomehr zu wünschen wäre, als sie mir auf meinen Exkursionen sonst nie mehr begegnete und als sie, wie an anderer Stelle ausgeführt werden soll, wohl geeignet ist, eine Brücke zu schlagen zwischen dem von A. ERNST beschriebenen *Dichotomosiphon* und den bis jetzt bekannt gewordenen *Vaucheria*-Arten.

Wodurch sich *Vaucheria arrhyncha* von allen anderen auf den ersten Blick unterscheidet, ist neben den später zu verzeichnenden Eigenschaften der Mangel an Öl. An seine Stelle treten Körper, die in Schnitten mit der angewandten Färbemethode sich nicht tingierten, besonders in Oosporen in grosser Zahl zu finden sind und ungefähr die gleiche Grösse haben wie die Chromatophoren; die letzteren weisen gegenüber den bei *Vaucherien* üblichen keinen Unterschied auf. Neben den genannten Inhaltsbestandteilen kommen noch kleine farblose Körperchen vor, welche durch die ihnen eigene Fähigkeit scheinbar aktiver Bewegung sich auszeichnen; ich werde auf diese Körperchen bei der Bildung der Scheidewand von Antheridium und Oogon, bei welcher sie mir erstmals auffielen, noch zu sprechen kommen. Wie weit sie mit den von H. GÖTZ erwähnten „Bläschen“ identisch sind, kann ich nicht entscheiden. Die Verzweigungsart der *Vaucheria arrhyncha* ist eine seitliche und kommt auf der ganzen Länge der Fäden vor.

In reinem Brunnenwasser wuchsen die Rasen bis zu 10 *cm* hohen Fäden aus und erzeugten nach 8—10 Tagen Sexualorgane, die an den nahe der Oberfläche befindlichen Partien sich besonders reich entwickelten. Im Hängetropfen der Kammer hielt sie sich gut zwei bis drei Tage, worauf es auch zurückzuführen ist, dass es mir gelang, die Entwicklung der Sexualorgane am gleichen Objekt von Anfang bis zu Ende zu verfolgen.

Da bei *Vaucheria arrhyncha* (Fig. 16, Taf. XIX) Antheridien und Oogonien auf einem gemeinschaftlichen Fruchtast stehen, an dem terminal die ersteren, lateral die letzteren sitzen, so ist sie zur Gruppe der Corni-

culatae racemosae zu stellen. Die Ebenen, die man sich durch die Mediane von Antheridium und Oogonium gelegt denkt, stehen nahezu senkrecht aufeinander. Es ist immer nur ein Antheridium vorhanden, während die Oogonien ohne nennenswertes Überwiegen des einen oder andern Falles in der Ein- und Zweizahl vertreten sind. Nie habe ich mehr als zwei Oogonien am gleichen Fruchtast gesehen.

Bei der Entstehung des Sexualastes, dessen Entwicklung in Fig. 10—17, Taf. XIX, dargestellt ist, drängte sich über Mittag der Inhalt des Tragfadens an einer Stelle zusammen, so dass eine scharf hervortretende dunkle Zone entstand. Hier wölbte sich bald in der bekannten Weise ein Papille vor (Fig. 10, Taf. XIX), die im Laufe des Nachmittags und der Nacht zu dem beiden Geschlechtern gemeinsamen Fruchtast langsam heranwuchs. An seiner Spitze war wie bei einem vegetativen Zweig eine farblose Plasmazone sichtbar. Zwei dunkelgrüne Streifen, die sich an den Seiten des Astes hinzogen und sich unterhalb der Plasmaspitze zu einer gleich dunkel erscheinenden Zone vereinigten, gaben den Weg an, den die einwandernden Chromatophoren, Kerne usw. nahmen. Nach Mitternacht krümmte sich die Spitze des Fruchtastes um, und bald wölbte sich unmittelbar unterhalb der Krümmungsregion die eine der Oogonanlagen vor; diese wiederholt in den Anfangsstadien denselben Wachstumsprozess, den schon der Fruchtast zeigte. Gegen 7 Uhr morgens war diese Oogonanlage (Fig. 11, Taf. XIX bei a) als deutliches Seitenzweiglein sichtbar. Jetzt erst trat auf der gegenüberliegenden Seite (bei b in derselben Fig.) das Schwesterorgan in die Erscheinung. Beide bogen sich, das eine mehr, das andere weniger stark in den Vormittagsstunden, an Grösse langsam zunehmend, um und begannen gegen Mittag an ihren Spitzen eine schwache kugelige Erweiterung anzulegen. Immer ist in diesen Anfangsstufen das eine Oogon dem andern in der Entwicklung um einige Stunden voraus; doch wird diese Zeitdifferenz stetig vermindert, bis sie im Moment der Befruchtung auf ein Minimum von 5—10 Minuten reduziert ist.

Neben der Verbreiterung der Spitze schritt an der jungen Anlage das Längenwachstum gleichzeitig weiter. Dadurch wurde eine vermehrte Zufuhr von Material notwendig. Dass diese stattfand, zeigte eine durch dunklere Färbung hervortretende Zone, die sich unterhalb des Ursprungs der Oogonzweige gebildet hatte und offenbar durch Materialanhäufung hervorgerufen wurde. Von hier aus entleerte sich die Masse in die Oogonanlagen hinein und zwar ausser auf dem gewohnten Gange noch schubweise in grösserer Menge. Die Chromatophoren bewegten sich dabei sehr nahe an der Membran. Die kugeligen Anschwellungen nahmen infolge der darin aufgestapelten Inhaltsmassen blaugrüne Farbe an; nur an der Spitze beider waren noch am Nachmittag die Plasmakappen festzustellen; sie entzogen sich

aber in den späten Abendstunden der Beobachtung. Endlich gegen Mitternacht, nachdem 36 Stunden seit der ersten Anlage des Fruchtastes und 18 Stunden seit derjenigen des ältesten Oogons verflossen waren, hörte das Längenwachstum (Fig. 12, Taf. XIX) auf. Diese Phase ist leicht zu konstatieren, wenn man die gegenseitige Lage von Oogon und Fruchtast in Betracht zieht und noch einfacher und sicherer mit Anwendung des Mikrometerokulars. In den nun folgenden drei Stunden entleerte der Fruchtast, nachdem die Zufuhr vom Faden her aufgehört hatte, den grössten Teil seines Inhaltes in die beiden Oogonstiele, von wo er sich in die Oogonien hineinschob. Bei diesen trat noch eine geringe Vergrösserung ihres Querdurchmessers ein. Der Fruchtast hob sich infolge der eingetretenen Armut an Inhaltsbestandteilen bald durch hellere Färbung vom Stammfaden auffallend ab, während nach der Seite der Oogonien hin eine immer dunkler werdende Abstufung des Farbentons erkennbar war. Mit der Wanderung des Inhaltes gleichen Schritt haltend, verkürzte sich die dunkle Zone zusehends und verschwand zuletzt an der Basis der weiblichen Geschlechtsorgane. Diese selbst waren nunmehr, d. i. 2 bis 3 Uhr nachts, so vollgepfropft, dass es unmöglich war, in den tief dunkelgrünen Kugeln einzelne Inhaltskörper zu unterscheiden.

Einige Zeit standen die Chromatophoren überall der Membran so nahe, dass ein trennender plasmatischer Wandbelag kaum zu sehen war. Nun aber erschien zwischen 3 und 4 Uhr morgens an der oberen konvex gebogenen Wand des Oogons etwa in halber Entfernung von der Spitze ein schwacher heller Saum, der, anfangs kurz und unscharf, binnen einer halben Stunde sich so bedeutend verbreitert und verlängert hatte (Fig. 13, Taf. XIX), dass man ihn auch bei einer weniger starken Vergrösserung unmöglich übersehen konnte. Der Streifen war grau, scheinbar von grobkörnigem Plasma gebildet und auf der Innenseite durch einen deutlich konturierten Rand von Chromatophoren begrenzt, die hier dicht gepresst beisammen lagen. In der Zeit von 4 bis 7 Uhr verlängerte sich der Plasmasaum rückwärts über die Basis des Oogons hinaus in den Stiel desselben, während sich das vordere Ende in mässigerem Tempo aus dem Oogon zurückzog. Gegen 8 Uhr erstreckte sich der Streifen in dem einen der beiden Stiele fast von dessen Insertionsstelle bis zur Basis des Oogons. Von seiner etwa in der Mitte gelegenen grössten Breite lief er nach beiden Seiten spitz zu (Fig. 14, Taf. XIX). Auch an der gegenüberliegenden ventralen Wand des Oogons tritt bisweilen Wanderplasma auf, aber dann in bedeutend geringerer Menge (Fig. 13 und 14, Taf. XIX).

Wenn das Wanderplasma das Oogonium verlassen hat, ist die Zeit herangekommen, in der die Anlage der Scheidewand zu erwarten steht, und man muss von nun an ununterbrochen beobachten,

wenn man den Vorgang der Membranbildung vom ersten Anfang bis zu Ende verfolgen will. Bald war zu erkennen, wie an der Basis des tief dunkelgrünen Oogons der Inhalt sich zu lichten begann, und es erschien erst eine hellgrüne Stelle (zu sehen im Oogon links Fig. 14, Taf. XIX); von hier aus rückten die Chromatophoren nach allen Seiten auseinander. Bald zeigte sich eine vollständig inhaltsleere, unbestimmt umrissene Lücke, die sich rasch in der Querrichtung des Stieles ausdehnte, so dass kurz nach 10 Uhr (Fig. 14, Taf. XIX, Oog. rechts) ein klaffender Riss dicht an der Basis des Oogons quer über den Oogonstiel zog. Die Ränder der auseinandergerissenen Inhaltsmassen waren dadurch, dass einzelne Chromatophoren mehr oder weniger weit vorstanden, noch uneben und zerrissen; doch nach einigen Bemühungen, die sich durch Hin- und Herschieben der Inhaltskörper kundgaben, war bald in beiden einander gegenüberstehenden Gliedern eine musterhafte Richtung hergestellt. Die Chromatophoren hatten sich mittlerweile an den Begrenzungslinien des Risses in dichter Reihe so eingestellt, dass ihre Längsrichtung dem Risse parallel ging. Bei der Säuberung der Rissstelle spielen die oben erwähnten kleinen, beweglichen Körperchen eine eigentümliche Rolle. Sie wimmeln geschäftig um die Chlorophyllkörner herum, und diese ziehen sich, wie es den Anschein hat, unter ihrem Einfluss hinter die Grenzlinie zurück. Bisweilen heften sich diese Körperchen auch an die Chlorophyllkörner an. In grosser Menge sitzen sie in der von der Begrenzungslinie des Risses und der dorsalen Membran des Oogonstiels gebildeten Ecke, wo immer eine beträchtliche Anhäufung von Chromatophoren und Plasma stattfindet, und in welcher lebhaftes Hin- und Herzappeln zu beobachten ist. Kurze Zeit herrschte nun Ruhe innerhalb des Risses; dann aber rückten die beiden Ränder, der dem Stiel angehörende rascher, der des Oogons langsam, aufeinander zu, bis endlich nur noch eine schmale, aber klare Spalte die Inhaltsmassen trennte. Dieser waren, wie jetzt deutlich sichtbar wurde, ziemlich breite Plasmasäume vorgelagert (Fig. 15, Taf. XIX). Ein Moment noch und dann stürzte der Inhalt des Stieles mit seiner ganzen Breite gegen die Grenzlinie des Oogons vor, schob sich an ihr entlang und knäuelte sich in der Mitte zusammen. Alsbald zeigte sich ein quer über den Faden ziehender lichter Streifen, der nach etwa 10 Minuten als deutliche Membran in die Erscheinung trat. Bald nachdem sich das Oogon durch die Membran abgeschlossen hatte, wurde der vorher noch stark hervortretende Saum des Wanderplasmas undeutlicher, verschwommener, Chromatophoren drängten sich vom Innern her in ihn hinein, und bald war sein Vorhandensein kaum noch festzustellen (Fig. 16, Taf. XIX). Der ganze Vorgang der Membranbildung, vom Auftreten des Risses an gerechnet, nimmt 1—2 Stunden in Anspruch

und findet kurz vor der Befruchtung statt; denn der Sexualakt lässt nach dem Sichtbarwerden der Membran nie länger als 1—2 Stunden auf sich warten. Dieser letzte Akt wird dadurch angekündigt, dass der Inhalt des Oogons an der Verschlussmembran sich abzurunden beginnt, wodurch die von Aussenwand und Querwand gebildeten Ecken als leere Räume hell hervortreten. Ein farbloser Plasmasaum schliesst das damit gebildete Ei gegen diese Räume hin ab.

Kurz nach 1 h mittags schob sich das Ei unter steter Gestaltveränderung langsam aus der umhüllenden Oogonmembran heraus. Die Längsachse des Eis — und diese übertrifft die Querdimension oft um das Doppelte — verkürzte sich, während die Querachse in gleichem Masse an Länge zunahm. Dadurch bekam das Ei (s. Fig. 17, Taf. XIX) vorübergehend die Gestalt eines querliegenden Rotationsellipsoids, das mit einer stumpfen Spitze in das Oogon hineinragte. Machte im Anfang die ganze Bewegung den Eindruck, als ob sich das Ei durch eine zähflüssige Masse hindurchwinden müsse, so gab es plötzlich einen Ruck, und nun glitt das befreite Ei der dicht anliegenden Oogonmembran ohne Hindernis glatt entlang. An der dem Fruchtast zugekehrten Seite wölbte sich ein breiter runder Höcker vor. Das ist der Moment, in welchem bei ungestörter Entwicklung das Antheridium die Spermatozoiden entlässt. Diese umschwärmen in ihrer unruhigen wimmelnden Bewegung das Ei auf allen Seiten und heften sich an den verschiedensten Stellen fest, um, wenn ein Eindringen ihnen nicht gelungen ist, ihren Weg fortzusetzen. In grösserer Zahl hingen sie bisweilen an der oben erwähnten Vorwölbung, die durch einen etwas helleren Farbenton und durch eine eigentümliche strahlige Anordnung des Inhaltes sich vor dem übrigen Teil des Eies, wenn auch nur wenig deutlich, auszeichnete und wohl als Empfängnisfleck zu betrachten ist. Nach öfterer genauerer Beobachtung dieser Stelle gelang es mir auch, das Eindringen eines Spermatozoids zu beobachten Alsbald, nachdem dies geschehen, rundete sich die Oospore ab und ging in eine fast vollkommen kugelige Gestalt über. Ob das Eindringen der männlichen Schwärmer auf die mutmasslich als Konzeptionshügel bezeichnete Stelle beschränkt ist, oder ob nicht vielmehr die ganze Oberfläche des Eies für sie zugänglich ist, konnte ich nicht entscheiden. Sicher ist nur, dass das ganze Ei nackt ist und erst nach der Befruchtung sich mit einer Membran umgibt. Diese erweist sich auch nach ihrer Quellung in kochender Kalilauge als einfach und verhältnismässig dünn. Was die Bewegung der Eizelle betrifft, so scheint mir, dem ganzen Verlauf nach zu urteilen, als wirksame Kraft eine Spannung gelten zu dürfen, unter der die elastische Membran des Oogons vor der Öffnung steht. Vielleicht ist es aber auch einfache Quellung der Oogonmembran. Genauere Unter-

suchungen habe ich hierüber nicht angestellt. Jedenfalls vermag ich nicht anzunehmen, dass der Turgor des Oogonstiels einen zur Erklärung der Bewegung genügenden Einfluss habe. Die Entfernung, die das Ei bei seiner passiven Bewegung zurücklegt, ist bei nahezu kugeligen Oogonien so gering, dass Ei und Verschlussmembran noch in Berührung bleiben (siehe Fig. 17, Taf. XIX), während sie bei den mehr in die Länge gezogenen Oogonien (cf. Text-Fig. 7) oft eine Grösse erreicht, die dem Durchmesser der Oospore um nicht viel nachsteht.

Im Verhalten der Oospore zeigt *Vaucheria arrhyncha* insofern eine grosse Abweichung gegenüber den anderen Arten, als dieselbe sich nicht verfärbt, sondern stets grün bleibt. Eine Keimung erzielte ich im Frühjahr an Oosporen, die im Oktober befruchtet und den ganzen Winter über im alten Kulturgefäss und in der alten Flüssigkeit belassen wurden, durch Übertragung in frisches Wasser. Die Keimfäden hatten jedoch kaum die halbe Dicke von denjenigen der Stammkultur. Die keimenden Oosporen wurden fixiert, da ich hoffe, durch spätere Bearbeitung zu eventuellen Ergebnissen über Kernteilung, Chromosomenzahl usw. zu gelangen. Wegen der verhältnismässig beträchtlichen Grösse des Eikerns und der Dünne der Membran erscheint ein Erfolg dieses Versuches nicht ausgeschlossen.

Was die mitgeteilten Zeitpunkte für die einzelnen Entwicklungsstadien betrifft, so sind diese wohl die allgemein gültigen; doch treten bei dieser Spezies stärkere Verschiebungen auf, als ich es bei anderen beobachten konnte, so dass der Befruchtungsvorgang auch im Laufe des Nachmittags bis gegen Abend stattfinden kann.

β) Beobachtungen an fixierten Oogonien.

Gehen wir jetzt zur Beobachtung der inneren, nur auf Schnitten erkennbaren Vorgänge über, so stimmen alle Autoren darin überein, dass die jungen Oogone zahlreiche Kerne enthalten, welche mindestens zum Teil einer Einwanderung aus dem Faden ihr Dasein verdanken dürften. Inwieweit eine Vermehrung innerhalb des jungen Oogons Platz greift, lässt sich schon deshalb schwer sagen, weil Karyokinesen oder Mitosen oder irgend etwas Ähnliches nicht zur Beobachtung gelangte. Hervorgehoben sei, dass sich auf ganz jungen Stadien in der hellen Spitze, die keine Chromatophoren enthält, zahlreiche Kerne einfinden. Es ergibt sich also hier die sogenannte inverse Schichtung, welche BERTHOLD schon vor langer Zeit in wachsenden Fadenspitzen der Siphoneen nachwies. Später jedoch erscheint diese Lagerung verwischt. Die Kerne liegen jetzt (Text-Fig. 5, 1) ziemlich regelmässig in dem peripheren Wandbelag des jungen Oogons verteilt, und nun erhebt sich zwischen OLTMANNS und DAVIS die

Streitfrage, wie die Kerne entfernt werden. Das Mittel zur Entfernung der Kerne ist nach OLTMANNS, wie wir sahen, das Wanderplasma. Dieses bereits am Leben beobachtete Gebilde können wir nun tatsächlich an den Schnitten weiter verfolgen.

In Stufen, welche etwas älter sind als diejenige der Text-Fig. 5, 1, rücken die Kerne aus den inneren Regionen des Plasmawandbelags gegen die Zellwand zu. Zu gleicher Zeit setzt eine Rückwärtsbewegung der an der Spitze gelegenen Kerne ein. Da-



1 2

Fig. 5. *Vaucheria arrhyncha*, nov. spec. Längsschnitte durch Oogonien. 1. Junges Oogon, dem Stadium der Fig. 12, Taf. XIX, entsprechend. Die Kerne liegen im peripheren Wandbelag zerstreut. 2. Oogon, welches dem Stadium der Fig. 13, Taf. XIX, entspricht. Anhäufung von Kernen am Rücken des Oogons. An der Spitze der Eikern. ZEISS' Apochr. 1,30/2,00. Komp.-Okul. 2.

durch entsteht am Rücken des Oogons eine Anhäufung von Kernen, die mit dem umgebenden Plasma die Erscheinung des Wanderplasmas verursacht. Wie dieses auf Schnitten aussieht, zeigt die Text-Fig. 5, 2, die ungefähr dem Stadium der Fig. 13, Taf. XIX, entspricht. Das Wanderplasma hat die Form, die schon am Lebenden beobachtet wurde. An seiner dicksten Stelle ist naturgemäss die Zahl der Kerne am grössten, während sie dort, wo sich dasselbe nach oben und unten hin auskeilt, geringer wird. Aus derselben Figur geht auch hervor, dass ein Kern von dem Strome

nicht erfasst wird, sondern an der Oogonspitze liegen bleibt; es ist der zukünftige Eikern. An Umfang rasch zunehmend, tritt er bald durch seine Grösse vor allen anderen unverkennbar hervor.

Die angesammelten Kerne setzen ihre Rückwanderung fort. 6 Stunden nach seinem ersten Auftreten ist das Wanderplasma an der Basis des Oogons angelangt und damit das Oogon von Kernen gesäubert. Während das Wanderplasma langsam abzieht, füllt eine Gegenströmung das Innere des Oogons mit Reservestoffen, und dadurch wird die grosse Vakuole in viele kleine aufgeteilt. Zugleich hat sich der Eikern aus seiner exzentrischen Lage in die Mitte



Fig. 6. *Vaucheria arrhyncha*, nov. spec. Längsschnitt durch ein Oogon kurz vor der Rissbildung, Fig. 14, Taf. XIX, entsprechend. Wanderplasma mit den ausgewanderten Kernen an der Basis des Oogons. In zentraler Lage der Eikern. Zeiss' Apochr. 1,30/2,00. Komp.-Okul. 2.

zurückgezogen, wo er von einem zentrosomaähnlichen Körperchen strahlenartige Plasmafäden in den umgebenden Inhalt aussendet. Auch anderweitige Strukturveränderungen sind mit ihm vorgegangen. Solange er sich an der Spitze befand, wies er ausser einem grossen scharf begrenzten Nukleolus wenig Inhalt auf; jetzt ist er dagegen von einem dichten, engmaschigen Netzwerk durchzogen. Die geschilderten Verhältnisse kommen alle in Text-Fig. 6 ungefähr zum Ausdruck. Diese gibt im Vergleich mit Text-Fig. 5, 1 bzw. 5, 2 ein klares Bild der Entwicklungsphase, die zwischen Anfang und Ende der Kernwanderung liegt. Das durch Text-Fig. 6 dargestellte Stadium steht vor der Rissbildung. Der Riss bildet sich (cf. Fig. 14 und 15, Taf. XIX) an der durch den Pfeil in Fig. 6 be-

zeichneten Stelle. Daraus ergibt sich, dass auf dieser Entwicklungsstufe das Oogon ausser dem Eikern auch keine Spur von Kern oder Kernresten zeigt. Es braucht wohl kaum erwähnt zu werden, dass jeweils die ganze Schnittserie untersucht wurde, ohne dass die Ergebnisse der reproduzierten Bilder beeinträchtigt worden wären.

Bestätigt wird das durch die Text-Fig. 7a und b. Dies sind zwei verschiedene Schnitte durch das gleiche Oogon kurz nach der Abtrennung durch eine Scheidewand, also etwa 1 Stunde vor der Be-



a b

Fig. 7. *Vaucheria arrhyncha*, nov spec. Zwei Längsschnitte durch dasselbe Oogon unmittelbar nach Anlage der Scheidewand, Fig. 16, Taf. XIX, entsprechend. a zeigt die ausgewanderten Kerne im Oogonstiel, b den Eikern in zentraler Lage. ZEISS' Apochr. 1,30/2,00. Komp.-Okul. 2.

fruchtung oder 7—8 Stunden nach dem Stadium der Fig. 12, Taf. XIX. Das erstere der Bilder zeigt im Oogonstiel die ausgewanderten Kerne, während das letztere beigegeben wurde, um auf die eigentümliche Beschaffenheit des kurz vor der Befruchtung stehenden Eikerns aufmerksam zu machen.

Text-Fig. 8, 1 entspricht der Fig. 17, Taf. XIX, und bringt ein Ei zur Anschauung, das eben zum Zwecke der Befruchtung die Oogonwand gesprengt hat; es besitzt wohl einen dichten plasmatischen Saum, aber noch keine Membran. Leider erfolgte die Fixierung offenbar einige Minuten zu frühe, so dass die Schnitte ein eingedrungenes Spermatozoid nicht enthalten. Die Text-Fig. 8, 1 gibt

auch zusammen mit 8, 2, einem Ei im Stadium der Kernverschmelzung, einen Einblick in den schon oben dargelegten eigentümlichen Befruchtungsmodus von *Vaucheria arrhyncha*, auf den weiter unten noch hingewiesen werden soll.

Das Antheridium.

Das Antheridium bildet, wie schon eingangs erwähnt, das Ende des Fruchtastes, der seitlich die Oogonien trägt. Der Fruchtast setzt, nachdem die Oogonanlage sich abgezweigt hat, sein Wachstum fort, indem er sich mehr oder weniger stark verschmälert; dadurch



Fig. 8. *Vaucheria arrhyncha*, nov. spec. 1. Befruchtungsreifes Ei, Stadium der Fig. 17, Taf. XIX. ZEISS' Apochr. 1,30/2,00. Komp.-Okul. 4. 2. Ei im Stadium der Kernverschmelzung. ZEISS' Apochr. 1,30/2,00. Komp.-Okul. 2.

erscheint der ausgewachsene terminale Antheridialzweig schwach kegelförmig verjüngt. In der Krümmung desselben treten grosse Verschiedenheiten zutage. Im einfachsten Falle bleibt die Wachstumsrichtung bis fast zur Spitze annähernd dieselbe wie im Fruchtast. Häufiger aber biegt er sich unmittelbar über der Insertionsstelle des Oogons in scharfem Bogen nach unten um, wie in den Fig. 12—17, Taf. XIX, in denen das Antheridium durch den Fruchtast verdeckt wird. Zwischen beiden Formen finden sich alle Übergänge. In allen Fällen wird dafür gesorgt, dass die Spitze des Antheridiums dem Oogonium zugewandt ist.

Während der ganzen Entwicklung des Antheridiums erhält sich an der Spitze die schon beim Fruchtast erwähnte und in Fig. 10 und 11, Taf. XIX, dargestellte Plasmakappe, die auch bei vegetativen Fäden von

den verschiedensten Autoren beobachtet wurde. Doch unterscheidet sich die Antheridienanlage schon sehr frühe von einem gewöhnlichen vegetativen Zweig durch eine viel reichlichere Anhäufung von Protoplasma und durch die geringere Menge von Chromatophoren, obgleich diese bei *Vaucheria arrhyncha* unstreitig grösser ist als in den Antheridien der übrigen Corniculaten.

Ziemlich genau 29 Stunden nach der ersten Vorwölbung des Fruchtastes oder 12—15 Stunden nach Anlage der Oogonien oder rund 19 Stunden vor der Befruchtung hat das Antheridium seine definitive Grösse erreicht und legt nach vorausgegangener Rissbildung in ganz analoger Weise wie das Oogon seine abtrennende Membran an. Dies findet an der letzten hakenförmigen Krümmung in kurzer Entfernung von der Spitze statt, so dass das Antheridium im Vergleich mit demjenigen der Tubuligerae und Corniculatae als klein bezeichnet werden muss. Am nächsten steht es in der Grösse den Antheridien aus der Gruppe der Anomalae. Doch sind Variationen in Grösse und Form sehr häufig; neben länglich walzenförmigen sind bisweilen fast kugelige zu finden. Sobald die Membran gebildet ist, zieht sich der Inhalt aus dem Antheridienstiel zurück und schliesst sich den dem weiblichen Organ zuströmenden Massen an.

Während vor der Membranbildung die Chromatophoren im Antheridium eine besondere Lagerung nicht erkennen liessen, zeigen sie bald nach der Abgliederung die Tendenz, in kleinen Gruppen sich zusammenzuschliessen und sich gegen die Mitte zu konzentrieren. Hier bildet sich mit der Zeit ein dichter Knäuel, der rings von körnigem Plasma umgeben ist. In besonders hervorragender Menge findet sich dieses im vorderen Teil vor. Mit diesen Lagerungsveränderungen scheinen anderweitige Veränderungen Hand in Hand zu gehen. Wenigstens werden die Chromatophoren unregelmässiger in ihrer Gestalt und erscheinen kleiner als im Tragfaden. Die Vermutung, dass sie einer Degeneration unterliegen, mag auch dadurch nahegelegt werden, dass an einzelnen Punkten des Antheridiums eine bald mehr, bald weniger deutliche Braunfärbung sichtbar wird.

Schon einige Zeit vor der Befruchtung sind die Umrisse der in der peripheren Plasmazone sich bildenden Spermatozoiden zu unterscheiden. Eine wimmelnde Bewegung derselben bekundet, dass die Öffnung des Antheridiums nahe bevorsteht. Nach wenigen Augenblicken zeigt die Spitze eine offenbar durch Auflösung der betreffenden Membranfläche entstandene kleine Öffnung, aus der zunächst einige Spermatozoiden austreten; dann aber strömt in einer die ganze Öffnung ausfüllenden Breite der gesamte Inhalt nach. Dieser schwillt im Wasser zu einer Kugel an. Die Spermatozoiden

hängen bei dem Vorgang dem Rande des Stromes an, der sich aus dem Antheridium in die Kugel ergiesst, werden dann der Oberfläche der letzteren entlang geschoben und noch einige Zeit festgehalten. Durch lebhafte Bewegung machen sie sich nacheinander frei und zerstreuen sich einzeln in der Umgebung. Auf solche Weise wird es erreicht, dass während $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde ununterbrochen immer neue Spermatozoiden dem Ei entgegengeführt werden. Nach Verfluss dieser Zeit scheint jedoch die Kraft der Schwärmer rasch zu erlahmen.

Vaucheria terrestris.

Vaucheria terrestris wurde der Untersuchung unterzogen als eine ölführende Vertreterin der Gruppe der Corniculatae racemosae. Sie hat im Gegensatz zur *Vaucheria arrhyncha* ein sehr langes Antheridium, das eine schlauchförmige halb- bis vollkommen kreisförmig eingerollte Zelle darstellt. Die Krümmungsebene des Antheridiums ist der des Oogoniums parallel.

Vaucheria terrestris ist sehr häufig; ich fand sie meist in enger Gesellschaft mit verschiedenen anderen Arten. Benutzt wurde das Material, das ich etwa $^3/_4$ Stunden hinter dem Friedrichshof bei Freiburg am Rande des Bächleins sammelte, welches den Diessendobel durchfliesst. Dieses Material hatte den Vorzug, dass es frei von anderen Arten war und schöne kurzfädige Rasen bildete.

Die Beobachtung am Lebenden ist dadurch etwas erschwert, dass diese Spezies sehr empfindlich gegen nächtliche Beleuchtung ist. Da die äusseren Vorgänge bei der Entwicklung der Sexualorgane sich im Wesentlichen mit denjenigen von *Vaucheria pachyderma* und *Vaucheria arrhyncha* decken, will ich mich, um ermüdende Wiederholungen zu vermeiden, in diesem Punkte kurz fassen und mich auf die Festlegung der Hauptphasen der Entwicklung beschränken.

Am vegetativen Faden entsteht in der üblichen Weise ein Seitenzweiglein, das schon nach kurzer Zeit seine Spitze hornförmig umbiegt. Nach 6—8 Stunden erscheint unterhalb der Krümmung das zukünftige Oogonium als papillöse Vorwölbung. Zu dieser Zeit hat das antheridiale Ende des Seitenzweigs bzw. Fruchtastes schon fast eine kreisförmige Biegung ausgeführt. Die Ölkugeln, die den Fruchtast bis weit in die Spitze hinein dicht angefüllt hatten, treten unterhalb der papillösen Oogonanlage bis zur Mitte des Fadens zurück und schaffen auf diese Weise Raum für eine Zone, die nur Chlorophyll und Plasma enthält. Indem sich das Oogonium vergrössert, rückt aus dem Tragfaden Öl und Chlorophyll in dassselbe ein; doch beteiligt sich auf späteren Stadien auch der Antheridialzweig bei

der Versorgung des Oogons mit Reservestoffen. Man erkennt dies an einem rückläufigen Strom, der sich aus diesem in das Oogon hineinergiesst und ihm Öl und Chlorophyll zuführt. Nicht erfasst werden von diesem Strome die im vorderen Teil der Antheridienanlage befindlichen Chlorophyllkörner. Diese verteilen sich, während die Antheridienanlage noch bedeutend in die Länge wächst, auf den immer grösser werdenden Raum, weshalb sie endlich in dem ausgewachsenen Antheridium in relativ sehr geringer Zahl zu finden sind. Infolge der Auswanderung von Chlorophyll aus der proximalen Partie der Antheridienanlage wird schon auf früher Stufe durch eine auffallende Armut an Chromatophoren die Stelle gekennzeichnet, wo später die Antheridienmembran angelegt wird. Diese entsteht nach vorausgegangener Rissbildung gewöhnlich nachmittags zwischen 3h und 6h, rund 14 Stunden nach der ersten sichtbaren Vorwölbung des Oogoniums. Bis zur Öffnung des Antheridiums, bzw. bis zum Befruchtungsakt sind es dann noch etwa 16 Stunden.

In diesen Zeitraum fallen die wichtigsten Vorgänge, die sich im Oogonium bis zur Eireife abspielen. In der ersten Hälfte wächst es noch rapid und erreicht seine definitive Grösse. Bald darauf erscheint an der Oogonspitze ein farbloser Höcker, der sich rasch zu dem bei *Vaucheria terrestris* weniger stark entwickelten Schnabel ausbildet. Gleichzeitig mit dieser Erscheinung kommt die folgende zur Beobachtung.

Bis zu dem in Rede stehenden Stadium lagen die Ölkugeln der Oogonmembran ziemlich dicht an. Nun aber treten sie von der konvex gebogenen Rückenseite etwas zurück, und es wird ein schmaler grüner Saum sichtbar, der Chlorophyllkörper und körniges Plasma, aber keine Öltropfen enthält. An den Chromatophoren kann mit Hilfe des Mikrometerokulars ohne Schwierigkeit konstatiert werden, dass sich der Saum rückwärts, d. h. der Oogonbasis zu bewegt. Der anfangs schmale grüne Saum wird sichtlich breiter und länger; die Masse des Protoplasmas schwillt zusehends an; die Zahl der Chlorophyllkörner dagegen vermindert sich, und es resultiert auf diesem Wege nach 3—4 Stunden ein grauschimmernder, nur von wenigen Chlorophyllkörnern durchsetzter Plasmastreifen, der auf der Wanderung aus dem Oogon begriffen ist. Auch auf der gegenüberliegenden ventralen Seite des Oogons entsteht häufig, aber nicht immer ein ähnlicher Saum; er unterscheidet sich jedoch von dem dorsal gelegenen meist durch seine geringe Grösse und durch das vollständige Fehlen von Chromatophoren. Wie ein Oogon auf diesem Stadium aussieht, veranschaulicht die Fig. 9, Taf. XIX.

Nach all dem Vorangegangenen braucht kaum mehr bemerkt zu werden, dass wir in dem Plasmastreifen dasselbe Wanderplasma vor uns haben, das uns schon bei *Vaucheria pachyderma* in etwas ver-

schiedener, bei *Vaucheria arrhyncha* in gleicher Gestalt entgegentrat. Auch hier rückt es der dorsalen Wand entlang aus dem Oogon heraus und verschwindet langsam im Stiel des Oogoniums. Die ganze Wanderung nimmt 6—8 Stunden in Anspruch. Erst wenn das Oogonium sich des Wanderplasmas entledigt hat, schreitet es zur Bildung der Scheidewand. Diese vollzieht sich in Übereinstimmung mit den andern beobachteten Vaucherien unmittelbar, d. i. 1—2 Stunden vor dem Eintritt der Befruchtung. Sie findet in bekannter Weise statt und kann nach Mitternacht bis in die frühen Morgenstunden hinein beobachtet werden.

Die feuchte Kammer bereitet der genauen Untersuchung insofern einige Schwierigkeit, als wegen der namhaften Dicke, die der Hängetropfen haben muss, stärkste Vergrösserungen ausgeschlossen sind. Diesem Übel kann aber leicht dadurch abgeholfen werden, dass man das Deckglas von der feuchten Kammer behutsam abhebt und auf einen entsprechend grossen Objektträger legt. Das am Deckglas haftende Vaselin, das zum hermetischen Abschluss der Kammer diente, genügt, um den Faden vor Zerquetschung zu bewahren. Das auf diese Weise hergestellte Präparat erhält sich gut 1—2 Stunden lebendig, wenn man nur von Zeit zu Zeit das etwa verdunstete Wasser ersetzt, und kann nun selbst mit Immersion einer gründlichen Betrachtung unterworfen werden. Die Text-Fig. 10, 2 verdankt diesem Verfahren ihre Entstehung. An solchen Präparaten erkennt man, dass in dem Wanderplasma Körperchen suspendiert sind, die, solange das Präparat noch frisch ist, nur unscharf und verschwommen sichtbar sind, aber mit der Zeit deutliche Konturen annehmen. Lässt schon ihre Grösse und Gestalt vermuten, dass man es mit Kernen zu tun habe, so wird man in dieser Annahme noch bestärkt durch Punkte, die bisweilen innerhalb der Körperchen wahrgenommen werden können und als Nukleolen anzusprechen wären. Dass die vermutlichen Kerne erst einigermassen deutlich sichtbar werden, wenn das Organ dem Absterben nahe ist, wäre wohl auf den von verschiedener Seite behaupteten Umstand zurückzuführen, dass lebende Kerne zur Zeit ihres Absterbens am besten zur Wahrnehmung kommen. Immerhin blieb die Beobachtung so lange eine Vermutung, bis das fixierte und gefärbte Material über die Natur des Streifens und seiner Bestandteile Sicheres zutage gefördert hatte.

Ich habe mich nun bemüht, an der Hand von Schnitten ein möglichst vollständiges Bild der Oogonentwicklung vom Stadium des ersten Auftretens des Wanderplasmas bis zur Rissbildung zu geben. Diesem Zwecke sollen die Text-Figuren 9—13 dienen. Zum besseren Verständnis derselben sei eine Bemerkung vorausgeschickt, die auch für die Figuren der nachher zu behandelnden *Vaucheria geminata* gilt: Da der Schnabel aus der Ebene herausgekrümmt ist, in welcher

der Stiel derselben und der Fruchtast liegen, ist es natürlich unmöglich, gleichzeitig durch den Oogonstiel und den Eikern, welcher weit nach vorne gelagert ist, einen Schnitt zu bekommen. Deswegen sind in den Figuren jeweils zwei Bilder wiedergegeben, von denen eines in erster Linie die Oogonspitze, das andere dessen Basis nebst Stiel und Tragast berücksichtigt; dieses ist mit dem Buchstaben a, jenes mit b bezeichnet.

In jugendlichen Stadien sind die Kerne nicht bloss in wandständiger Lage anzutreffen, sondern sie finden sich auch in grösserer



a b

Fig. 9. *Vaucheria terrestris.* Längsschnitt durch ein Oogon. a Sammlung der Kerne am Rücken des Oogons. b Schnitt mit dem Eikern an der Basis des Schnabels. ZEISS' Apochr. 1,30/2,00. Komp.-Okul. 4.

Zahl zwischen Chromatophoren in den die Vakuolen durchsetzenden Plasmasträngen. Diese zerstreuten Kerne sammeln sich im dorsalen, in geringerer Menge bisweilen auch im ventralen Teil des Oogons. Gleichzeitig treten die an der Spitze gelegenen Kerne den Rückzug an und treffen mit den in Sammlung begriffenen zusammen. Dieses Stadium der Kernsammlung bringt die Text-Fig. 9 a annähernd zur Darstellung. Der grössere Teil der Kerne liegt auf dieser Stufe noch zwischen Chromatophoren und würde am lebenden Objekt als der schmale, grüne, von Ölkugeln freie Saum zur Beobachtung kommen, wie es oben für das Anfangsstadium des Wanderplasmas dargelegt wurde.

Ziemlich weit vorn am Schnabelende und auch im Innern finden sich noch einzelne Kerne, die den ersten Anschluss verpasst haben. Sie werden aber, wie die folgenden Bilder bezeugen, ihre Schwesterkerne einzuholen suchen.

Ein Stadium, in welchem sich die Kernsammlung vollständig vollzogen hat, zeigt das nächste Bild, die Text-Fig. 10, 1a. Diese lässt im Innern des Oogons keine Kerne mehr erkennen. Sie haben sich

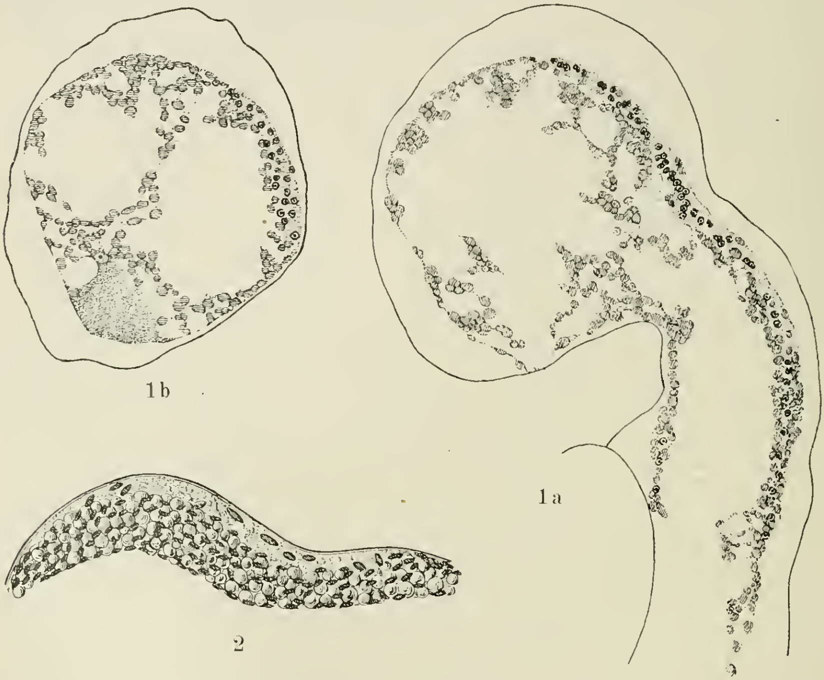


Fig. 10. *Vaucheria terrestris.* 1a und 1b Längsschnitte durch ein Oogonium. 1a Wanderplasma auf dem Rückzug aus dem Oogon. 1b Schnitt mit dem Eikern am Schnabelgrunde. 2. Wanderplasma nach dem Lebenden.
Zeiss' Apochr. 1,30/2,00. Kom.-Okul. 4.

alle samt und sonders aus den inneren Partien zurückgezogen und liegen nun in dichtgedrängtem Zuge an der Rückenseite des Oogons.

Die anrückenden Kernhaufen haben mit ihrem umgebenden Plasma das Öl und die Chromatophoren von dort einwärts zurückgedrängt. Die letzteren begrenzen den Kernzug auf seinem inneren Rand in grosser Zahl und fast ununterbrochener Reihe. Mit der Sammlung der Kerne ging ein Rückzug derselben Hand in Hand. Vergleicht man hinsichtlich der Lage das Wanderplasma der Text-Fig. 9a mit demjenigen der Text-Fig. 10, 1a, so ist der Fortschritt in der Wanderung unverkennbar.

Während aber in Fig. 10a der weitaus grössere Teil der Kerne immer noch innerhalb des Oogons zu sehen ist, liegt dieser in dem unmittelbar daran anschliessenden Stadium der Text-Fig. 11a an der Oogonbasis bzw. in dem Oogonstiel, und nur wenige Kerne halten sich noch in einer zum Oogon selbst zu rechnenden Region auf. Die Fig. 11a demonstriert sonach einen weiteren Schritt in der basalwärts gerichteten Wanderung des Plasmastreifens und seiner Kerne.



Fig. 11. *Vaucheria terrestris.* Längsschnitte durch ein Oogon. a Rückzug des Wanderplasmas nahezu vollendet. b Schnitt mit dem Eikern am Grunde des Schnabels. ZEISS' Apochr. 1,30/2,00. Komp.-Okul. 4.

Aber noch deutlicher spricht das nächste Bild, die Text-Fig. 12a, über das Schicksal der Oogonkerne. Es beweist, dass auch an der Oogonbasis der Wanderzug noch nicht zum Stillstand gekommen ist, sondern seinen Weg noch eine grosse Strecke im Oogonstiel verfolgt hat; denn der ganze obere Teil desselben erweist sich als von Kernen gesäubert; es ist dies offenbar diejenige Partie des Halses, die durch die Vorgänge der Riss- und Membranbildung in Mitleidenschaft gezogen wird. Die vorliegende Figur bietet noch den andern Vorzug, dass sie einen Schnitt darstellt, der nicht nur das Oogonium selbst, sondern auch den Oogonstiel und den Fruchtast bis hinunter

zum Stammfaden getroffen hat. Dadurch ist Gelegenheit gegeben, im Fruchtast die Kerne in ihrer normalen Verteilung zu sehen und einen Vergleich mit der Kernzahl des Wanderplasmas anzustellen. Im Stiel des Oogons sind die Kerne in geradezu frappanter Menge angehäuft. Hält man sich dann noch daneben das vollkommen kernfreie Oogonium vor Augen, so erscheint ein Zweifel an der Kern-

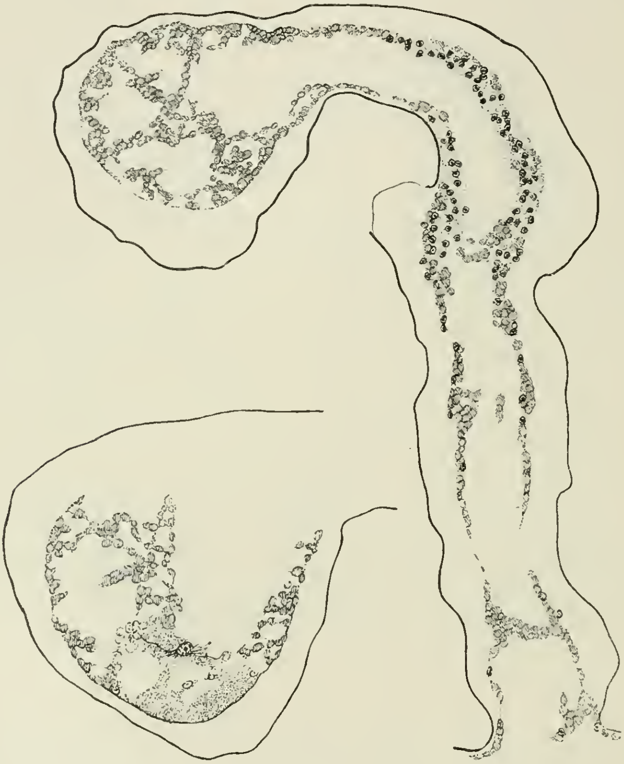


Fig. 12. *Vaucheria terrestris.* Längsschnitte durch Oogon samt Fruchtast. Stadium unmittelbar vor der Rissbildung. a Wanderplasma in Oogonstiel und Fruchtast. Oogon kernfrei. b Schnitt mit dem Eikern. Zeiss' Apochr. 1,30/2,00. Komp.-Okul. 4.

wanderung absolut ausgeschlossen. Das Stadium der Text-Fig. 12a steht unmittelbar vor der Rissbildung. Darauf deutet nicht nur die Lage der Kerne hin, sondern auch der äusserst dünne Wandbelag im Halse des Oogoniums.

Zum Abschluss der vorgeführten Entwicklungsreihe fehlt nur noch das Rissstadium, das wir durch die Text-Fig. 13a in typischer Ausbildung zu geben in der Lage sind. Das Bild bestätigt in all seinen

Einzelheiten alles, was über dieses Stadium an anderem Orte schon ausgeführt wurde. Es rechtfertigt aber auch die Anschauung, welche die vorausgegangenen Bilder über das Wanderplasma vermittelt haben; denn während die dorsale Seite des Oogonstiels eine Menge Kerne in unverkennbarer Anhäufung aufweist, ist im Oogonium selber nicht die geringste Andeutung von Kernen oder Kernresten irgend welcher Art zu entdecken.



Fig. 13. *Vaucheria terrestris*. Längsschnitte durch ein Oogon im Rissstadium. a Riss an der Basis des Oogons und Wanderplasma im Oogonstiel. b Schnitt mit dem Eikern. ZEISS' Apochr. 1,30/2,00. Komp.-Okul. 4.

Wenn wir im Vorstehenden von einem kernlosen Oogonium gesprochen haben, so war darunter natürlich immer ein solches zu verstehen, das keinen Kern ausser dem Eikern enthielt. Diesen haben wir bei der obigen Betrachtung vollständig ausser acht gelassen. Er soll nun nachträglich unter Anlehnung an die Text-Figuren 9b bis 13b einer kurzen Besprechung unterzogen werden.

Wie bei *Vaucheria pachyderma* und *arrhyncha*, so bleibt der Eikern auch bei *Vaucheria terrestris* an der Spitze des Oogoniums liegen, wenn sich die andern Kerne zum Auszuge anschicken. In Text-Fig. 9b unterscheidet er sich in Grösse und Struktur kaum von seinen weniger glücklichen Gefährten. Doch ist er mehr in die Länge gestreckt und sendet, was ihn vor allen andern auszeichnet,

von dem einen Pol aus zarte Plasmafäden bis zur Peripherie. Angesichts dieser Tatsache stellt man unwillkürlich die kaum zu beantwortende Frage, ob die Fäden nicht das Mittel seien, den zukünftigen Eikern vor der Strömung zu retten, welche die übrigen erfasst und aus dem Oogon hinausbefördert. Der Eikern ist überdies von Plasma umgeben, das besonders den ganzen nach der Spitze zu gelegenen Raum erfüllt und am lebenden Objekt als Schnabel in die Erscheinung tritt. Die ersten Anzeichen der beginnenden Schnabelbildung geben sich, wie schon nach Beobachtungen am Lebenden festgestellt wurde, kurze Zeit vor dem Stadium der Text-Fig. 9b, etwa 10 Stunden vor der Anlage der Verschlussmembran des Oogoniums kund. Zu dieser Zeit lässt sich der Eikern an Lage und Umgebung schon unzweifelhaft erkennen. Dagegen bin ich in der Bemühung, den Eikern auf noch früheren Stufen aus den benachbarten Kernen heraus namhaft zu machen, zu keinem sicheren Ergebnis gekommen, so dass ich als Kriterium des auf der ersten Stufe der Differenzierung stehenden Eikerns nur seine ausschliessliche Lage an der Oogonspitze und das ihm vorgelagerte schnabelbildende Plasma anzugeben vermag. . Diese Koinzidenz von Schnabelbildung und Differenzierung des Eikerns scheint mir keineswegs eine bloss zeitliche, sondern vielmehr eine kausale zu sein in der Weise, dass erstere durch letztere bedingt wird.

Die folgenden Stadien zeigen, dass der Eikern sich sukzessive vergrössert. Mit dieser Vergrösserung geht, wie es den Anschein hat, eine Anreicherung an Inhalt vor sich. Während z. B. der Eikern der Fig. 10b noch ausser einem stark hervortretenden Nukleolus nur wenig Inhalt aufzuweisen scheint, ist er auf den späteren Stufen von dichtem Netzwerk durchzogen, in dem kräftiger färbbare Körperchen aufgehängt sind. Allerdings erscheint der Nukleolus nicht mehr mit solcher Schärfe, dass er sich mit denjenigen der Text-Figuren 9b und 10b vergleichen liesse. Die schon berührten Plasmastrahlen sind in allen gezeichneten Stadien sichtbar. Sie verbreiten sich, von einem Punkte des Kerns ausgehend, in das umgebende Plasma. Anfangs noch zart (Fig. 10b und 11b), werden sie nach und nach dicker und derber (Fig. 12b) und färben sich endlich im Stadium der Rissbildung (Fig. 13b), auf dem übrigens die regelmässige strahlige Anordnung stark gestört zu sein scheint, mit Gentianaviolett tief dunkelblau.

IV. Gruppe der Anomalae.

Die Antheridien sind gerade oder wenig hornförmig gebogen, stehen endständig auf einem Fruchtast und haben mehrere seitliche Ausstülpungen. Die (1—2 [3]) Oogonien stehen unterhalb des Antheridiums und sind kürzer oder länger gestielt.

Vaucheria geminata.

Vaucheria geminata kommt in grosser Menge in Wiesengräben südlich von St. Georgen bei Freiburg vor; sie wurde nach GÖTZ „Zur Systematik der Gattung *Vaucheria*“ bestimmt. Das Material dieses Standortes eignete sich jedoch wenig zur Bearbeitung, da es selbst in kleineren Rasen mehrere Arten enthielt. Rein, d. h. unvermengt mit anderen Spezies fand ich *Vaucheria geminata* als rosettenförmige Watten im Altrhein bei Istein und in einer Wasserrinne, die, vom Isteiner Klotz kommend, in den Altrhein sich ergiesst. Sie gehört wegen ihres eigentümlichen, mit 1—3 seitlichen Ausstülpungen versehenen Antheridiums mit der von WORONIN beschriebenen *Vaucheria de Baryana* zur Gruppe der Anomalae Hansg. Von SCHENK wurde sie unter ihrem jetzigen Namen und von STOCKMAYER als *Vaucheria caespitosa* behandelt.

Die Entwicklung bietet gegenüber den in dieser Arbeit ausführlicher geschilderten Arten aus der Gruppe der Corniculatae racemosae nichts Neues. Ich begnüge mich daher mit der Hervorhebung der Tatsache, dass sie sich in frischen Kulturen in der Anlage und Ausbildung von Sexualorganen wie üblich streng an bestimmte Zeiten hält. Bis zu welchem Grade die durch den Wechsel der Jahreszeiten veränderten Licht- und Temperaturverhältnisse modifizierend einwirken, habe ich nicht untersucht. Während meiner Beobachtungen, die im Monat Mai gemacht wurden, trat mit grosser Regelmässigkeit das Stadium der Rissbildung im Oogon nachts zwischen 1h und 3h ein; die Befruchtung fand in den frühen Morgenstunden statt.

Erwähnen will ich noch, dass ich bei dieser *Vaucheria* häufig ein Fehlschlagen der sexuellen Fortpflanzung beobachtete, sei es, dass das Antheridium sich vorzeitig öffnete, oder dass die trennende Wand im Oogon aus irgend einem Grunde nicht zustande kam, oder sei es endlich, dass das Oogon auf halber Entwicklung vegetativ auswuchs. Über die Ursache dieser Erscheinungen konnte ich etwas Bestimmtes nicht ermitteln. In meinen Präparaten schloss ich aber, um die Gewähr für normale Stadien zu haben, von vornherein alle diejenigen Oogonien von der Untersuchung aus, in denen ein Eikern nicht zu finden war. Bei der Auswahl der Text-Bilder 14a—16a war in erster Linie Übersichtlichkeit in den Lagerungsverhältnissen der Kerne massgebend, während die beigegebenen Figuren 14b bis 16b die Schnitte reproduzieren, die in den gleichen Oogonien den Eikern getroffen haben. Wegen der vielfachen Krümmungen, welche Fruchtast, Oogonstiel und Oogon ausführen, ist es unmöglich, ein Bild zu finden, durch welches allein das Wesentliche von dem, was die ganze Schnittserie anstandslos ergibt, zur Darstellung gebracht werden könnte.

Die Schnitte.

Hat uns schon die Untersuchung der lebenden *Vauch. geminata* Veranlassung gegeben, die weitgehende Übereinstimmung in den

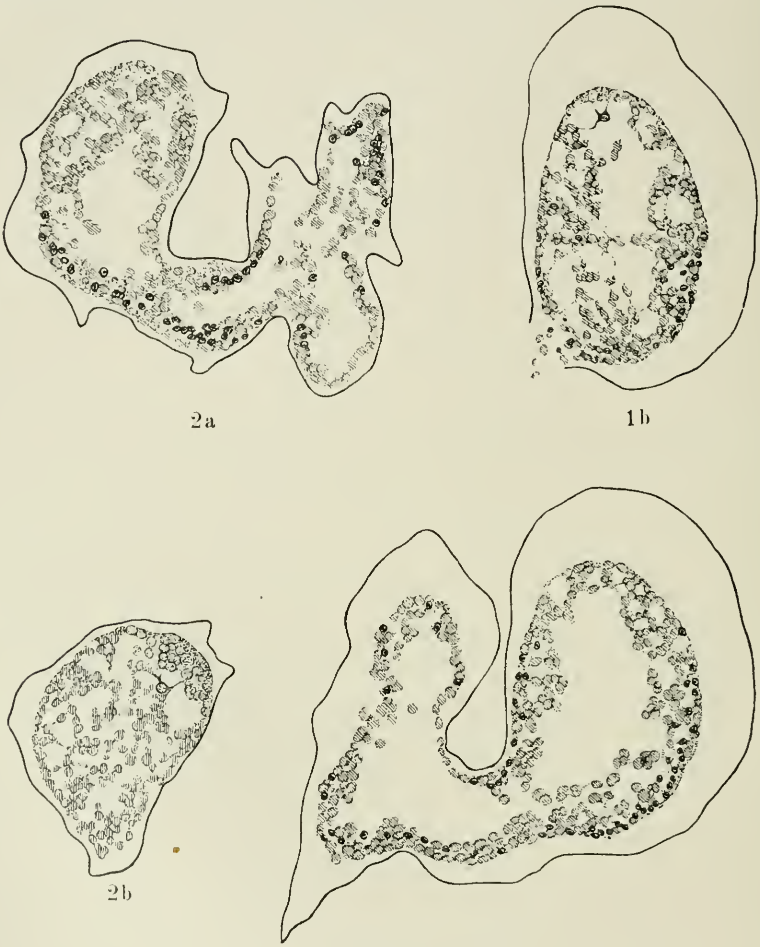
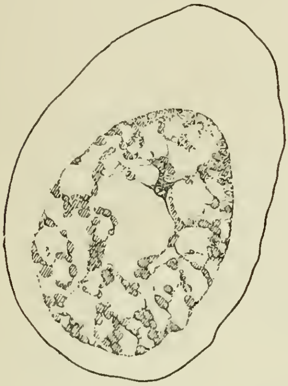


Fig. 14. *Vaucheria geminata.* Längsschnitte durch Oogonien. 1a Sammlung der Kerne an der dorsalen und ventralen Wand des Oogons. 1b Eikern an der Spitze des Oogons. 2a Der grösste Teil der Kerne hat das Oogon verlassen. 2b Oogon mit Eikern an der Spitze. ZEISS' Apochr. 1,30/2,00. Komp.-Okul. 4.

äusserlich zu beobachtenden Vorgängen der Oogenese mit *V. terrestris* und *arrhyncha* zu konstatieren, so kommt diese Übereinstimmung in nicht geringerem Masse auch in den Schnitten zum Ausdruck.

Die Sammlung der Kerne an der dorsalen und ventralen Wand des Oogoniums wird durch die Text-Fig. 14, 1a und b illustriert; die

letztere zeigt ausserdem den an der Schnabelspitze zurückgebliebenen und gleichsam an Plasmafäden aufgehängten Eikern. In Text-Figur 14, 2a hat ein grosser Teil der Kerne das Oogon bereits verlassen; nur wenige Nachzügler befinden sich in ihrer Wanderung noch in der basalen Partie desselben. Die Text-Fig. 15a beweist aber, dass sie den anderen nachfolgen werden. In diesem Stadium ist das Oogon von Kernen vollständig gesänbert und der Oogonhals für die



b



a

Fig. 15. *Vaucheria geminata.* Längsschnitte durch ein Oogon unmittelbar vor der Rissbildung. a Kernfreies Oogon. Die Wanderkerne liegen im Oogonstiel angehäuft. b Oogon mit Eikern. ZEISS' Apochr. 1,30/2,00. Komp.-Okul. 4.

Anlage der Membran präpariert. Die ausgewanderten Oogonkerne liegen in einem Haufen eng zusammengedrängt an der Basis des Oogonstieles. Auffallend wenig Kerne sind dagegen im Fruchtast mit Ausnahme der Region, die an die ventrale Seite des Oogons bzw. Oogonstiels anschliesst. Die hier dichter gelagerten Kerne sind aber zweifelsohne diejenigen, die sich der Bauchseite des Oogons entlang aus diesem zurückgezogen haben. Vergegenwärtigt man sich alle Einzelheiten dieser Figur, die Abwesenheit jeglichen Kerns im Oogon, die Anhäufung der Kerne im Oogonstiel und die spärlich verteilten

Kerne im Fruchtast, so muss die Text-Fig. 15a für sich allein, auch ohne die vorausgegangenen Bilder, zu der Annahme führen, dass eine Kernauswanderung aus dem Oogonium Platz gegriffen habe. Die Text-Figur 16a tut das ihrige, dass diese Annahme zur sicheren Überzeugung wird. In dieser Figur sieht man links einen vollendeten Riss, während er im Oogon rechts erst in Bildung begriffen ist, wie die Plasmaverbindung andeutet, welche auf der dem Fruchtast zugekehrten Wand noch vorhanden ist. Im übrigen begegnen wir hier denselben Verhältnissen wie bei der vorhergehenden Figur.



Fig. 16. *Vaucheria geminata.* Längsschnitte durch ein Oogon im Rissstadium. a Riss links vollständig, rechts in Bildung begriffen. Oogonien von Wanderkernen frei. Die ausgewanderten Kerne in Oogonstiel und Fruchtast. b Schnitt mit den Eikernen. ZEISS' Apochr. 1,30/2,00. Komp.-Okul. 4.

Die Eikernbilder weisen auch bei *V. geminata* auf allen Stufen bis zur Befruchtung dem Eikern seinen Platz an der Oogonspitze zu; in allen vier Bildern liegt er an der Basis des durch reichliche Plasmaanhäufung kenntlichen Schnabels. Das Körperchen, das in Fig. 14, 2b am Rande des Kerns gelegen und in dem Präparat tief dunkelblau gefärbt ist, könnte mit Rücksicht auf die davon ausgehende Strahlung als Zentrosoma angesprochen werden. Die Eikerne der folgenden Stadien (Text-Fig. 15b und 16b) sind ausser durch derbe Fäden noch durch breite Ringe dichten Plasmas ausgezeichnet.

Die oben dargelegten Befunde gewinnen dadurch an Bedeutung, dass bei der Untersuchung dieser Spezies DAVIS zu den in der Ein-

leitung ausgeführten diametral entgegengesetzten Ergebnissen gekommen ist. Allerdings riefen einige Andeutungen in seiner Arbeit in mir Zweifel wach, ob die von ihm untersuchte *Vauch. geminata*, var. *racemosa* wirklich mit der nach der neuesten Systematik unter diesem Namen gehenden identisch ist. Die Zweifel konnten leider nicht beseitigt werden, da man nicht genau ersieht, wie DAVIS zu diesem Namen gekommen ist.

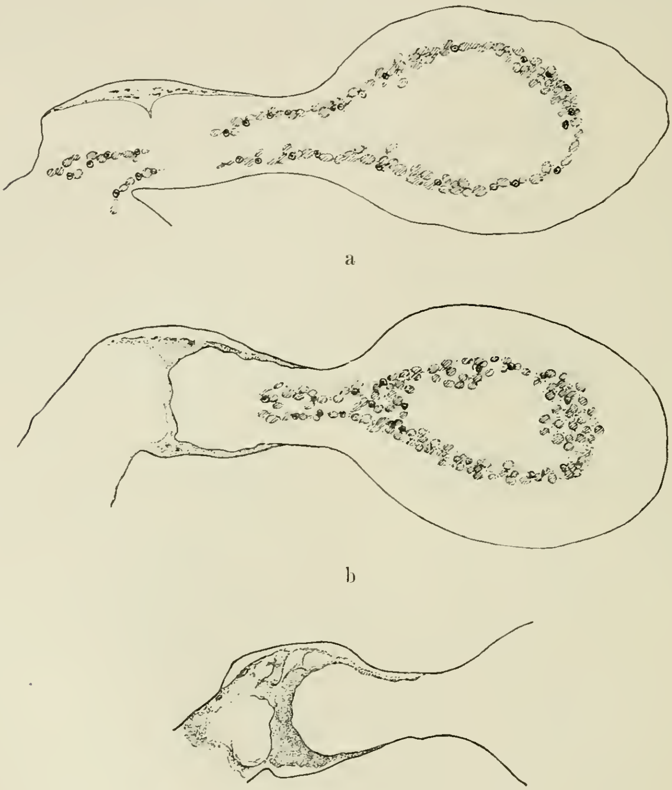
Zur Kritik der Davis'schen Arbeit.

Die Tatsache, dass die Ergebnisse der vorstehenden Untersuchung sich mit denjenigen von OLTMANNS decken, genügt an sich als Beweis für die Auswanderung der Kerne aus den Oogonien bei allen Vaucherien, wie man jetzt wohl ruhig behaupten darf. Immerhin wird man fragen dürfen, wie DAVIS zu so grundverschiedenen Angaben kam. Zu dieser Frage wird besonders derjenige gedrängt, welcher die von DAVIS studierte *Vauch. geminata* selbst untersucht hat.

Der Grund liegt einfach darin, dass DAVIS die von OLTMANNS angegebenen Zeiten für die Entwicklung der Sexualorgane glatt ignoriert hat. Mochten auch die OLTMANNS'schen Angaben über das Verhalten der Kerne falsch sein, so war doch klar, dass über die Zeiten der Rissbildung usw. gröbliche Täuschungen nicht vorliegen konnten. DAVIS beging also von vornherein einen prinzipiellen Fehler, wenn er sein Material nicht systematisch zu verschiedenen Tages- und Nachtzeiten konservierte. Wenigstens sagt er nichts davon, und er berichtet auch nicht, dass er in mühsamer Arbeit Nächte bei seinen Algen durchwacht hat, um deren Entwicklung im Leben zu verfolgen. Nur so ist es erklärlich, dass er sich in den Schnitten nicht zurechtfindet, und dass er abnorme Bildungen für seine Auffassung ins Gefecht führt: denn seine Figuren 5—7 sind nicht normal. Bislang hat keiner der Autoren, welche lebende oder tote Vaucherien beschrieben, die Scheidewand anders auftreten sehen als genau an der Basis des Oogoniums. Wenn DAVIS sie an der gezeichneten Stelle wirklich sah, so kann er keine Oogonanlagen vor sich gehabt haben.

Sind damit diese Figuren erledigt, so könnte seine Fig. 4 doch beweiskräftiger sein; denn hierbei entsteht scheinbar ein Riss zu einer Zeit, in welcher noch zahlreiche Kerne im Oogon zerstreut liegen. Allein der gezeichnete Riss ist sicher keine normale Bildung, denn in allen Fällen, in welchen OLTMANNS und mir Risse zu Gesicht kamen, waren deren Ränder von einer zarten, feinkörnigen

Protoplasmamasse umsäumt, in welcher sich Chromatophoren nicht befanden. Man braucht auch nur meine Text-Fig. 13a *Vauch. terrestris* und 16a *Vauch. geminata* mit der DAVIS'schen Figur 4 zu vergleichen, um das, was DAVIS zeichnet, für einen Knick zu halten, welcher bei der Fixierung entstanden ist. Einen wirklichen Ringriss hat



a

b

c

Fig. 17. *Vaucheria geminata.* Membranähnliches Gebilde, das infolge eines Knicks entstanden ist. a, b, c drei aufeinanderfolgende Schnitte. ZEISS' Apochr. 1,30/2,00. Komp.-Okul. 4.

DAVIS wohl kaum jemals gesehen; denn die Art, wie er jene Bildung beschreibt, weicht doch recht von dem ab, was alle andern Autoren beobachtet haben. Einknickungen des Plasmas können aber offenbar auch am lebenden Objekt abnormerweise vorkommen, und solche können sogar eine Wandbildung im Gefolge haben. Das geht aus meinen Text-Fig. 17a—c hervor. Hier wurde durch Vergleichung der verschiedenen Schnitte der Serie ganz unzweideutig festgestellt, dass nur eine Knickung vorliegt; denn die in Fig. 17b gezeichnete Wand

durchsetzt nur in diesem Schnitt den ganzen Raum; in den Nachbarschnitten war mit völliger Sicherheit zu erkennen, dass eine Membranfalte nur bis zu einem gewissen Grade in den Hohlraum des Fadens hineinragt. Also auch die Fig. 4 beweist nicht das Geringste für DAVIS.



Fig. 18. a Junge Oogonanlage, b Stück eines vegetativen Fadens, c alte, befruchtete Oospore mit stark tingierten, im Plasma liegenden Körperchen, die nach Überfärbung und langer Anwendung der Jod-Jod-Kalium-Beize auftraten.
ZEISS' Apochr. 1,30/2,00. Komp.-Okul. 6.

Sind die erwähnten Gebilde pathogene Stadien, so begreift man auch, dass DAVIS behaupten konnte, die Oogonanlagen wüchsen noch nach Anlegung der Querwand. Auch das ist etwas, was vor ihm niemand beobachtet hat und nach ihm sicherlich niemand beobachten wird.

Es bliebe noch die Frage, was seine degenerierenden Kerne zu bedeuten haben. Hier frappiert vor allem eine gewisse Willkür, mit

der DAVIS von der schwierigeren Färbbarkeit der Kerne einen Schluss zieht auf ihre Degeneration Dass sich die Oogonkerne zur Zeit, in der sie ihre Wanderung zur Peripherie beginnen, mit der für jüngere Stadien erfolgreich angewandten Färbedauer nur schwach und unscharf tingieren, ist eine Tatsache, die auch bei meinem Material zur Geltung kam; aber sie beschränkt sich nicht auf die „degenerierenden“ Kerne, sondern gilt in ganz besonderem Masse für den Eikern, der namentlich kurz vor und während der Bildung der Scheidewand einer guten, scharfen Färbung grosse Schwierigkeiten entgegensetzt; es wird aber niemand einfallen, diesen Umstand als einen Beweis für die Degeneration des Eikerns anzusehen.

DAVIS sieht in dunkel gefärbten Körnchen des Plasmas Spuren zugrunde gegangener Kerne. Nun hat mich die in der DAVIS'schen Arbeit mehrfach erwähnte Schwierigkeit der Färbung degenerierter Kerne veranlasst, die Färbung von Präparaten über das als richtig ausprobierte Mass hinaus zu verlängern. Diese Experimente brachten das Ergebnis, dass besonders nach einer längeren Anwendung der GRAM'schen Jod-Jodkaliumbeize ausser den Kernen kleine stark gefärbte Körperchen auftraten, wie sie die Text-Fig. 18a—c zeigen. Man halte diese Figuren neben die DAVIS'sche Fig. 11 und man wird von der Identität dieser Körperchen mit den DAVIS'schen „Kernresten“ überzeugt sein. Über die Natur dieser Kleinkörperchen kann ich nichts Bestimmtes angeben. Nur das eine steht fest, dass es nicht die Spuren degenerierter Kerne sein können; denn sie finden sich in den jüngsten Oogonanlagen (Text-Fig. 18a), wie in alten Oosporen (Text-Fig. 18c) wie in vegetativen Fäden (Text-Fig. 18b). Kommen die Körperchen zufällig auf ein schwach gefärbtes Chlorophyllkorn oder auf ein etwas dichter zusammengezogenes Klümpchen Plasma zu liegen, so mögen sie inmitten der schwach tingierten Umrahmung den von DAVIS (pag. 86) geschilderten Eindruck stark gefärbter Nukleolen machen oder gar zu Bildern führen, wie sie DAVIS in der Fig. 10 gibt.

Das Ergebnis der DAVIS'schen Untersuchung tritt uns zu schroff entgegen, als dass man sich nicht veranlasst fühlte, nach einer Erklärung für seine Möglichkeit zu suchen. Die Richtung, in der diese Erklärung zu finden ist, gibt die stete und aufdringliche Parallelisierung mit den den Vaucherien nahestehenden Pilzen. Wer allerdings der Meinung ist, die bei den Pilzen gegebenen Verhältnisse müssten sich — sagen wir — mit photographischer Genauigkeit bei den Algen wiederfinden, darf sich nicht wundern, dass er Resultate zutage fördert. die mit den Tatsachen nicht in Einklang stehen.

Systematisches.

Die Untersuchungen, die an Vertretern der verschiedensten *Vaucheria*-Gruppen angestellt wurden, führten zu einem einmütigen Ergebnis hinsichtlich der Art und Weise, wie das einkernige Oogon zustande kommt, und es erscheint kaum wahrscheinlich, dass die noch nicht genauer untersuchten Arten abweichende Verhältnisse bieten werden. Die Kernauswanderung als Mittel zur Entfernung überflüssiger Kerne ist aber an sich so eigen, dass sie auf der Grundlage der anderen, bisher auch berücksichtigten Eigenschaften wohl dazu benützt werden kann, der Gattung als Hauptmerkmal zu dienen, hinter dem Modifikationen in Bau- und Stellungsverhältnissen der Sexualorgane sowie in den Bestandteilen des Fadeninhalts zurückzutreten hätten.

Woroninia dichotoma.

Unter diesem Gesichtspunkt könnte die Abzweigung der von SOLMS aufgestellten neuen Gattung *Woroninia* rückgängig gemacht und ihr einziger Vertreter *Woroninia dichotoma* den Vaucherien als Spezies wieder untergeordnet werden, was zudem auch durch andere Umstände gerechtfertigt erscheint. So ist z. B. zwischen der Papille am apikalen Pol des Oogons von *Woroninia* und dem Schnabel der *Vaucheria aversa* gewiss ein so bedeutender Unterschied, dass im ersteren Fall wohl von dem Mangel eines Schnabels gesprochen werden kann. Allein es ist auch in Betracht zu ziehen, dass zwischen den beiden Formen alle Übergänge vorhanden sind, dass namentlich *Vauch. de Baryana* den bei *Woroninia* gegebenen Verhältnissen sehr nahe kommt und dass ferner *Vauch. Thuretii* in diesem Punkt einen Unterschied gegenüber *Woroninia* überhaupt nicht aufweist, ganz abgesehen davon, dass *Vauch. arrhyncha* und *V. piloboloides* weder Schnabel noch Papille noch irgend etwas Ähnliches besitzen.

Die Zweihäusigkeit stellt *Woroninia* allerdings in einen auffallenden Gegensatz zu allen bis jetzt bekannten Vaucherien, die monöcisch sind, und drängt sie gewissermassen in eine Sonderstellung. Hält man aber *V. Thuretii* daneben, so steht der Gegensatz bei weitem nicht so schroff da, als es zuerst den Anschein hatte. *Vauch. Thuretii* ist bei einer nahezu vollständigen, auf die engste Verwandschaft mit *Woroninia* zurückzuführenden Übereinstimmung in Bau und Stellung der Sexualorgane einhäusig und schlägt damit eine leicht gangbare Brücke von der diöcischen *Woroninia* zu den abweichenden monöcischen *Vaucheria*-Arten.

Den radialsymmetrischen Bau der Oogonien und Antheridien möchte ich als einen Grund benützen, *Woroninia* als niederste Spezies an den Anfang der Reihe der *Vaucheriaceae* zu stellen, wie

dies auch OLTMANNS getan hat. Dafür spricht ausser dem Chlorophyllreichtum des Antheridiums noch das neue entwicklungsgeschichtliche Moment, dass die Auswanderung der Kerne rings an den Wänden des Oogons entlang stattfindet, also noch nicht wie bei den anderen Arten lokalisiert ist. Die bisweilen anzutreffende einseitige Anhäufung der Wanderkerne mag indessen eine Andeutung dafür geben, welche Richtung die philogenetische Entwicklung genommen hat.

Vaucheria pachyderma.

Vauch. pachyderma wurde von WALZ in die Gruppe der Corniculatae sessiles gestellt, trotzdem sie gerade das Merkmal, welches der Gruppe den Namen gegeben hat, das hornartig oder schneckenförmig eingerollte Antheridium nicht besitzt. Zeigt schon ein Vergleich des kugelig angeschwollenen Antheridiums dieser Spezies mit den Antheridien von *Vauch. sessilis* oder *V. terrestris*, welcher Zwang nötig ist, um *V. pachyderma* an dem ihr von WALZ angewiesenen Platz zu belassen, so fordern die Tatsachen der Oogonalentwicklung unbedingt ihre Entfernung aus der Gruppe der Corniculatae sessiles; denn das Oogon zeigt in vollkommen gleicher Weise wie *Vauch. aversa* an der Rückenseite das charakteristische breite, hell rötlichbraune Band des Wanderplasmas. Dies lässt auf eine nahe Verwandtschaft mit den Tubuligerae schliessen, mit welcher Gruppe sie ausserdem den ziemlich grossen, oft bedeutend nach unten rückwärts verlängerten Schnabel gemein hat. Andererseits teilt aber *V. pachyderma* mit den Sessiles die Eigenschaft, dass das Ei die Oogonmembran vollständig ausfüllt, also die den Tubuligerae eigentümliche starke Kontraktion nicht erleidet. Der *V. pachyderma* gebührt demnach in einem natürlichen System ein Platz zwischen der Gruppe der Tubuligerae und derjenigen der Sessiles, deren Verbindungsglied sie darstellt. Die nach beiden Seiten hin abweichende Form des Antheridiums bestätigt diese Einreihung und liefert für die neue Gruppe den Namen der Globiferae, als deren einzige bis jetzt bekannte Formen die *Vauch. pachyderma* Walz und *V. pachyderma* Walz *var. islandica* Børgesen anzuführen sind.

Vaucheria arrhyncha nov. spec.

Vauch. arrhyncha gehört nach ihrem ganzen Habitus, nach der Entwicklungsgeschichte und den Stellungsverhältnissen der Sexualorgane wohl unzweifelhaft zu den Vaucherien und steht der Gruppe der Corniculatae am nächsten, obwohl es auch hier wieder das Antheridium ist, das in einer grossen Zahl der Fälle durch seine Form Bedenken gegen diese systematische Einreihung erweckt. Dazu kommt aber noch eine Reihe ungleich wichtigerer Faktoren, die sie

nicht so sehr von den Vertretern der ihr nahestehenden Gruppe als den Vaucherien überhaupt unterscheidet. Dahin ist in erster Linie zu rechnen der Mangel des Öls im Inhalt der Fäden und der Oosporen, das Fehlen des Oogonschnabels oder irgend einer ähnlichen Einrichtung, ferner der bis jetzt bei keiner *Vaucheria* bekannte eigenartige Befruchtungsmodus, wobei eine Ausstossung von Plasma nicht stattfindet und endlich der Bau der Oospore, die mit ihrem sich nicht verfärbenden, stets grünen Inhalt, ihrer einfachen Membran und ihrer grossen, kugeligen, nicht campylotropen Gestalt *Vauch. arrhyncha* in einen bedeutenden Abstand zu den sicher anerkannten Vaucherienarten bringt. Andererseits aber dokumentieren alle diese Eigenschaften mit nur einzelnen geringfügigen Abweichungen enge verwandschaftliche Beziehungen zur *Dichotomosiphon* ERNST's. Auch Bau und Entwicklung der Antheridien weisen nicht unerhebliche Übereinstimmungen mit dieser auf, insofern als auch bei *V. arrhyncha* neben stark gekrümmten, fast völlig gerade, länglich walzenförmige Zellen auftreten, die — wie auch die Oogonien — am Ende verhältnismässig langer Äste sitzen und schon frühzeitig durch eine Querwand abgetrennt werden; auch bei *V. arrhyncha* zieht sich endlich der grössere Teil des Antheridieninhalts zu einem zentral gelegenen Propf zusammen, wie es ERNST für *Dichotomosiphon* angibt.

Wohl finden die ringförmigen Einschnürungen an der Basis der Zweigfäden, die braungefärbten Membranpartien, die Brutkeulen und die di-polychotomische Endverzweigung dieser neuen Siphoneengattung bei *V. arrhyncha* keine Parallele; allein die erwähnten Übereinstimmungen in Inhalt und Sexualorganen lassen es wohl gerechtfertigt erscheinen, *V. arrhyncha* als Bindeglied zwischen die *Vaucherien* und die *Dichotomosiphon* ERNST's zu stellen, wobei die Frage, ob diese letztere ihren Gattungscharakter behalten kann oder nicht vielmehr an das Ende der Vaucherienreihe zu setzen sei, der Untersuchung am fixierten Material, die ERNST in Aussicht gestellt hat, zur Entscheidung vorbehalten bleiben muss.

Resultate.

Die in der vorliegenden Arbeit niedergelegten Untersuchungen bestätigen die von OLTMANNS für *Vauch. sessilis* und *Vauch. aversa* gemachten Angaben nicht nur in ihrem vollen Umfang, sondern sie erweitern deren Gültigkeit auch für alle andern aus den verschiedenen Gruppen untersuchten Vaucherienarten:

Das befruchtungsreife Ei ist im Gegensatz zu den jungen Oogonien einkernig. Dieser Zustand wird herbeigeführt durch eine

Plasmawanderung, mittels deren alle Kerne bis auf den zukünftigen Eikern in den Tragfaden zurückbefördert werden. Erst wenn die nicht zur Befruchtung kommenden Kerne aus dem Oogon entfernt sind, findet die Anlage der trennenden Membran statt. Der Eikern bleibt an der Spitze des Oogons liegen. Er sendet von einem zentrosomaähnlichen Körperchen Plasmastrahlen in den umgebenden Inhalt aus. Erst kurze Zeit vor der Befruchtung zieht er sich in den zentralen Teil des Oogons zurück, in dem er bis zur Keimung der Oospore verharrt.

Vaucheria arrhyncha nov. spec.

Antheridium breve ex apice rami plus minus curvati. In ramulis longulis lateralibus 1—2 oogonia arrhyncha. Planities, in qua antheridium est, format cum planitie oogonii angulum plerumque 90°. Ovo fecundationis causa exeunte ex membrana oogonii oospora fecundata plerumque laxe cohaerent cum filis facileque decidunt. Oospora globosa semper viridia. Diam. 150 μ. Membrana oosporum simplex; thallus crassus latitudine 100 μ. Propagatio non sexualis observata non est. Alga oleo caret. Alga reperta est in fossa ad Neuhäuser prope Friburgum Brisg. mense Sept. et Octobr. a. 1905.

Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren wurden alle vom Verfasser selbst gezeichnet unter Benutzung des ABBE'schen Zeichenapparates.

I. Fig. 1–5. *Vaucheria pachyderma.*

Nach Kulturen in der feuchten Kammer mit ZEISS' Apochr. 4 *mm* und Komp.-Okul. 4.

Fig. 1. Junge Anlage eines Antheridiums und Oogoniums, 9 h morgens.

„ 2–5. Aufeinanderfolgende Stadien des Wanderplasmas von 4 h mittags, 6 h, 7^{30} h und 8^{30} h ab.

II. Fig. 8–6. *Vaucheria (Woroninia) dichotoma.*

Nach Kulturen in der feuchten Kammer. Fig. 8 und 7 mit ZEISS' Apochr. 8 *mm*, Komp.-Okul. 4. Fig. 6 mit ZEISS' Obj. C, Okul. 4.

Fig. 8–6. Aufeinanderfolgende Stadien der Oogonentwicklung.

III. *Vaucheria terrestris.*

Fig. 9. Wanderplasma nach einer Kultur in der feuchten Kammer mit ZEISS' Obj. C, Okul. 4.

IV. Fig. 10—17. *Vaucheria arrhyncha* nov. spec.

Nach Kulturen in der feuchten Kammer mit ZEISS' Obj. C, Okul. 2.

Fig. 10. Anlage des Fruchtastes, nachmittags.
„ 11a und b. Junge Oogonanlagen, 7 h morgens.
„ 12. Ausgewachsenes Oogon vor dem Sichtbarwerden des Wanderplasmas, 12 h nachts.
„ 13—14. Stadien des Wanderplasmas, 4 h und 10 h morgens.
„ 14—15. Rissbilder um 10 h und 11 h morgens.
„ 16. Oogonien mit Scheidewand, 1 h mittags.
„ 17. Eier zur Zeit der Befruchtung, 1^{15} h mittags.

Literatur-Verzeichnis.

(Chronologisch geordnet.)

1. VAUCHER, J. B., Histoire des Conferves d'eau douce. Genève 1803.
2. NAEGELI, C., Die neueren Algensysteme. 1847.
3. PRINGSHEIM, N., Über die Befruchtung der Algen. (Sitzungsbericht der Berl. Akad. 1855.)
4. De BARY, A., Über den geschlechtlichen Zeugungsprozess bei den Algen. (Ber. d. naturf. Gesellschaft zu Freiburg i. B., 1856, **13**, S. 215—230.)
5. SCHENK, A., Algolog. Mitteilungen III. Entwicklung der Fortpflanzungsorgane und Befruchtung von *Vaucheria geminata*. (Verh. d. med. physik. Ges. z. Würzburg. 1858, **8**, 247—251.)
6. WALZ, J., Beiträge zur Morphologie und Systematik der Gattung *Vaucheria* DC. (Pringsh. Jahrb., **5**, 1866.)
7. SOLMS-LAUBACH, H. Graf zu, Über *Vaucheria dichotoma* DC. (Bot. Zeit. 1867.)
8. WORONIN, M., Beitrag zur Kenntnis der *Vaucherien*. (Bot. Ztg. 1869.)
—, *Vaucheria de Baryana*. (Bot. Ztg. 1880.)
9. SCHMITZ, Zellkerne der Thallophyten. (Sitzungsber. der niederrhein. Ges. für Natur- und Heilkunde 1880, S. 347.)
10. STRASBURGER, Zellbildung und Zellteilung. III. Aufl., S. 90, 1880.
11. BERTHOLD, G., Die Befruchtungsvorgänge bei den Algen. (Biolog. Centralblatt 1881.)
12. SCHMITZ, Unters. über die Befruchtung der Florideen. (Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1883, S. 225, Anmerkung.)
13. BERTHOLD, G.: Studien über Protoplasmamechanik, 1886, S. 291 ff.
14. STOCKMAYER, S., *Vaucheria caespitosa*. (Hedwigia, **29**, 1890.)
15. BEHRENS, J., Einige Beobachtungen über die Entwicklung des Oogons und der Oosphäre von *Vaucheria*. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1890.)
16. KLEBAHN, H., Studien über Zygoten. (Pringsh. Jahrb. **24**, 1892, S. 237.)
17. OLTMANNS, FR., Über die Entwicklung der Sexualorgane bei *Vaucheria*. (Flora 1895, **80**, 388.)
18. KLEBAHN, H., Die Befruchtung von *Sphaeroplea annulina* Ag. (Sonderabdruck aus der Festschrift für SCHWENDENER, 1899, S. 99.)
19. GÖTZ, H., Zur Systematik der Gattung *Vaucheria* DC. (Flora 1897.)
20. ERNST, A., Siphoneenstudien. (Beihefte z. bot. Centralblatt, **13**, 1902.)
21. DAVIS, B. M., Oogenesis in *Vaucheria*. (Botanical Gazette, **38**, 81—98, 1904.)
22. BÖRGESEN, F., Nogle Ferskvandsalger fra Island. (Einige Süsswasseralgen aus Island.) (Botanisk Tidskrift, **22**, 131, 1899.)
23. OLTMANNS, F., Morphologie und Biologie der Algen I. 1904, II. 1905.

II. S. Simon: Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung von Gefässverbindungen.

Mit neun Abbildungen im Text.

Eingegangen am 3. Februar 1908.

Die ersten bemerkenswerten Differenzierungsvorgänge, welche sich bei der Transplantation eines Pflanzenteiles auf einen andern nach erfolgter Verwachsung im Wundgewebe der Verbindungsstelle abspielen, bestehen in der Neuanlage von Gefässbahnen, welche die Kommunikation der ausgeschnittenen Gefässstränge beider Pflanzenteile wieder herstellen. Über die Orientierung dieser Gefässverbindungen sind wir durch VÖCHTING's grundlegendes Werk „Über Transplantation am Pflanzenkörper"[1]) hinreichend unterrichtet. Insbesondere sind dort alle Anschlussmöglichkeiten behandelt, welche für die angeschnittenen Gefässbahnen der opponierten Wundflächen bei verschiedener Stellung der betreffenden Pflanzenteile zueinander bestehen. Die Art, wie dieser Anschluss in den verschiedenen Lagen des betreffenden Pfroptlinges zur Unterlage erfolgt, lieferte bekanntlich eine neue überzeugende Stütze für die Lehre dieses Autors von der Polarität des Pflanzenkörpers, welche von ihm bisher in der Verteilung der Organbildung an isolierten Pflanzenteilen nachgewiesen war. Denn es ergab sich, dass nur bei gleichsinniger Orientierung beider Pflanzenteile eine gradlinige Verbindung der Gefässbahnen zustande kam, während bei inverser Lage — wenn überhaupt eine Verwachsung eintrat — die Verbindungsstränge eine der Polarität der Bündel entsprechende Lage zueinander erhielten. Der früher in der Organverteilung zutage getretene polare Gegensatz konnte infolgedessen auch für die einzelnen Zellen (Gefässzellen) nachgewiesen und als eine ihrer wesentlichen Eigenschaften in Anspruch genommen werden.[2])

1) Tübingen 1892, S. 113 ff.

2) a. a. O. S. 122 und 156.

Über den örtlichen Verlauf dieser Gefässanschlüsse bringen die genannten Untersuchungen VÖCHTING's also vollkommene Klarheit; sie lassen jedoch noch eine Reihe von Fragen offen, welche sich auf die entwicklungsgeschichtliche Seite des Neubildungsvorganges beziehen. Diese mussten zunächst erledigt werden, bevor zu dem Versuche geschritten werden konnte, diese Vorgänge auch in kausaler Beziehung zu klären. — Schon der eigentliche Verlauf des Differenzierungsvorganges war bisher nicht näher erforscht und es blieb daher völlig ungewiss, ob er in seiner ganzen Ausdehnung gleichzeitig erfolgt oder ob er an einem oder zwei Punkten seinen Anfang nimmt und sich von dort mit der Zeit weiter ausbreitet. Beim etwaigen Zutreffen der letzteren Möglichkeit war weiter festzustellen, ob bestimmte Punkte, etwa die Enden der Gefässbahnen, aus inneren Gründen als Ausgangspunkt für die Gefässneubildung bevorzugt werden oder ob äussere Faktoren für ihre Wahl massgebend sind.

Schon die Klärung dieser Frage musste einiges Licht werfen auf die beim Zustandekommen der Neubildung mitwirkenden Faktoren; sie konnte ausserdem die Wege ebnen für eine Analyse des ganzen Reizvorganges, dessen Endglied die Wiederherstellung der Kontinuität der Leitungsbahnen bildet. Das Hauptziel einer solchen Analyse bestand naturgemäss in einer Klärung der Kausalität dieses Neubildungsvorganges. Es musste der Versuch gemacht werden, die Natur des die Reaktion auslösenden Reizes zu ermitteln und festzustellen, ob sich dieser Reiz auf einfache physikalische Vorgänge zurückführen lasse oder ob man sich weiter mit der Annahme nichtanalysierbarer funktioneller Wechselwirkungen begnügen müsse. Es mag schon jetzt bemerkt sein, dass die auf die Lösung dieser letzten Frage abzielenden Versuche keine positiven Resultate ergaben. Dagegen gelang es auf Grund einer Reihe von Beobachtungen, welche sowohl über den Verlauf der Reaktion, wie über die Art der Ausbreitung des in Betracht kommenden Reizes gemacht wurden, auch zu gewissen Vorstellungen über die Natur des Reizes zu gelangen, welche am Schlusse in Kürze wiedergegeben werden sollen.

Die im Vorhergehenden aufgeworfenen Probleme kommen naturgemäss nicht nur bei Transplantationsversuchen, sondern auch dann in Betracht, wenn es sich um eine Reparation von Unterbrechungen der Gefässbahnen handelt, welche auf mechanischem Wege in irgend einem beliebigen Teile der Pflanzen hervorgerufen wurden. In der Literatur, soweit ich sie zu überblicken vermag, fehlt bisher eine Behandlung der nach solchen Verletzungen einsetzenden Prozesse gänzlich und doch bieten gerade die auf diese Eingriffe folgenden Reaktionen eine besonders günstige Gelegenheit, zur Beantwortung eines Teiles der vorher berührten Fragen. Dies ist besonders bei solchen Objekten der Fall, bei denen die Gefässbündel möglichst

isoliert voneinander liegen, und durch grössere Komplexe lebender parenchymatischer Gewebe getrennt sind. Es sind dann die Einzelvorgänge leichter zu überschauen und in ihrem Verlaufe zu verfolgen. Gleichzeitig bietet sich hier aber die Gelegenheit, die Reaktionsfähigkeit der nicht mehr embryonalen Gewebe zu prüfen und so die verschiedenen Reaktionsmöglichkeiten kennen zu lernen.

Der letztgenannten Anforderung bezüglich der Gewebeanordnung und Beschaffenheit entsprechen die Sprosse einer kleinen Anzahl von krautigen Pflanzen, deren Markgewebe längere Zeit hindurch aktionsfähig bleibt. Sie wurden daher auch fast ausschliesslich zu den folgenden Versuchen verwandt. Um jedoch auch einen Überblick über die Art der Reaktion anderer Pflanzenorgane zu erhalten, wurden zum Vergleich noch einige Wurzeln mit herangezogen. Schliesslich lag es nahe, auch die Angliederung der adventiven Sprossanlagen an die vorhandenen Gefässe zu berücksichtigen und in diese Betrachtungen einzubeziehen.

I. Die Art der Ausdifferenzierung der Gefässanschlüsse.

Für die Untersuchung unserer ersten Frage, nämlich der Entstehungsmanier der Gefässanschlüsse, bedienen wir uns vorläufig nicht des Transplantationsverfahrens, sondern einer einfachen mechanischen Unterbrechung der in Betracht kommenden Gefässbahnen. Diese Methode gestattet, wie schon einleitend bemerkt, bei Einhaltung der später beschriebenen Versuchsanstellung die betreffenden Neubildungsreaktionen auf eine weitere räumliche Distanz auszudehnen und so einen besseren Überblick über diese Vorgänge zu gewinnen. Die Vorbedingung für ein Gelingen dieses postulierten Effektes ist eine regelmässige Verteilung der Gefässbündel in einem gleichmässigen und vor allem noch reaktionsfähigen Grundgewebe. Dieser Anforderung entsprachen in vorzüglicher Weise eine Reihe von buntblättrigen Pflanzen, welche in unsern Gärten häufig kultiviert werden, die *Amarantaceen Iresine Lindeni* und *Achyranthes Verschaffeltii* sowie die *Labiate Coleus hybridus.* Ausserdem waren für unsere Versuche zwei Arten *Impatiens* nämlich *Sultani* und *Holstii* aus gleichem Grunde recht geeignet. — Für die Reaktionsfähigkeit des Markes der erstgenannten Pflanzen spricht schon eine Mitteilung von PRILLIEUX[1]), in welcher dieser berichtet, dass nach der Verwundung im Marke dieser Pflanzen nahe der Wundfläche häufig einzelne Tracheiden ausgebildet werden. Es war daher die Möglichkeit nicht

1) Comptes rendus de l'Acad. d. Sc. Paris 1882. Bd. 94, S. 1479.

ausgeschlossen, dass unter entsprechenden Bedingungen auch zusammenhängende Gefässstränge im Marke gebildet werden könnten.

Bevor wir uns den Experimenten selbst zuwenden, müssen wir zunächst einen flüchtigen Blick auf die Gewebeanordnung der betreffenden Pflanzen sowie ihr Dickenwachstum werfen. Von diesen weisen *Coleus* und *Impatiens* eine regelmässige Verteilung der Gefässbündel auf. Bei *Coleus* befinden sich im jungen Internodium die Hauptbündel an den Ecken des vierkantigen Stengels, während längs der Flanken einige viel schwächere Bündel verteilt sind. Dagegen besitzt *Impatiens* entsprechend der meist fünfkantigen Gestalt ihres Stengels fünf Hauptbündel und zwischen diesen gelegentlich einige schwächere Bündel. In beiden Fällen besteht das von dem Bündelring eingeschlossene Markgewebe aus sehr grossen zartwandigen Zellen und besitzt den ansehnlichen Durchmesser von 2—3 *mm*. Bald nach beendigter Streckung des Internodiums beginnt das Dickenwachstum, indem sich im Anschluss an die Cambien der Bündel ein interfascikulares Cambium bildet, welches nun seinerseits nach innen Holzelemente, nach aussen Phloem erzeugt.

Gegenüber diesen Pflanzen mit normaler Zuwachstätigkeit weisen die *Amarantaceen Achyrantes* und *Iresine* bekanntlich anomales Dickenwachtum auf. Auch bei ihnen ist ein primärer Bündelring vorhanden, welcher ein sehr ansehnliches entsprechend der Form des Stengels kreisförmiges Mark einschliesst. Sobald die Streckung des Internodiums beendet ist, tritt an den Aussenrändern der Siebteile der Bündel ein extrafascikularer Cambiumring auf, welcher Gefässbündel und Zwischengewebe von einem dem Holz entsprechenden Aussehen erzeugt[1]).

In allen genannten Pflanzen tritt also bald, nachdem das Internodium ausgewachsen ist, ein Cambium auf, welches ein regelmässiges oder anomales Dickenwachstum einleitet. Dieser Umstand musste bei den Versuchen berücksichtigt werden, d. h. diese mussten zu einer Zeit ausgeführt werden, wo die Bündel isoliert waren und das inter- resp. extrafascikulare Cambium noch nicht ausgebildet war. Ist nämlich dies bereits in Tätigkeit, so wird von ihm durch Umwandlung des ganzen von ihm produzierten Zuwachses in Tracheiden Wundholz gebildet, während die Ausdifferenzierung isolierter Gefässstränge meist unterbleibt. Man muss daher die Operationen knapp vor Beendigung des Längenwachstums ausführen, wo das Cambium gerade erst im Entstehen begriffen ist.

Für die Versuche wurden kräftige aus Stecklingen erzogene junge Pflanzen von 20—30 *cm* Höhe benutzt, welche sich infolge

---

1) Vergl. DE BARY, Vergl. Anatomie der Vegetationsorgane etc. Leipzig 1877. S. 607 u. 612.

Aufenthaltes im Warmhause in rapidem Wachstum befanden. Einige Tage vor Beginn der Operation wurden ausserdem die Seitensprosse entfernt, welche bei einigen Varietäten von *Archyranthes* und *Iresine* in störender Menge auftreten. Die Eingriffe, welche die Unterbrechung der Bündel bezweckten, waren sehr einfacher Natur. Das betreffende Internodium wurde einfach bis über die Hälfte seines Durchmessers durchschnitten und in den so entstandenen Spalt, um einem Wiederzusammenwachsen der Wundflächen und einer gradlinigen Verbindung der beiden Bündelenden vorzubeugen, ein Glimmerplättchen eingelassen. Auf diese Weise wurden die neuentstehenden Anschlussbahnen gezwungen, einen mehr oder weniger gebogenen Verlauf zu nehmen, und boten daher Gelegenheit, ihre Entwicklung besser verfolgen zu können. Daneben entstanden bei dieser Operationsmethode Verbindungen zwischen angeschnittenen Gefässsträngen und intakten Bündeln, deren Entwicklungsbedingungen ebenfalls gleichzeitig verfolgt werden konnten.

Da bei dieser Art der Versuchsanstellung der grösste Teil der Wasserbahnen durchschnitten wird, so ist es, um einem Welken des oberhalb der Schnittstelle befindlichen Sprosses vorzubeugen, erforderlich, an diesem die transpirierenden Blattflächen zu entfernen. Ausserdem ist es zweckmässig, die Stämmchen gleichzeitig an Stäben festzubinden, um ein Überfallen und Abreissen des obern Teiles zu verhindern, was bei der nun schnell einsetzenden Verlängerung des Markes oft eintritt. Die operierten Pflanzen erhielten dann ihren Platz an einer schattigen Stelle des Warmhauses und wurden mit einer weiten Glocke überdeckt.

Unter diesen Umständen erfolgte die Neuanlage von Verbindungssträngen bereits nach zehn bis vierzehn Tagen. Äusserlich wird dieser Prozess dadurch bemerkbar, dass die jüngsten noch an der Pflanze belassenen Blättchen ihr Wachstum wieder aufnehmen und die bis dahin etwas welk aussehenden oberhalb der Wunde befindlichen Sprossteile ein turgescentes Aussehen erhalten. Die anatomische Untersuchung der der Wunde benachbarten Partien des Sprosses zeigt nun bei sämtlichen untersuchten Arten, trotz der der Verschiedenheit in der anatomischen Struktur ein ähnliches Bild. Stets hatte dort eine lebhafte Neubildungstätigkeit Platz gegriffen, welche zwar verschiedener Natur sein konnte, doch immer die Wiederherstellung der Kommunikation der durchtrennten Bahnen unter sich oder mit den intakt gebliebenen zur Folge hatte.

War die betreffende Verwundung tatsächlich vor Beginn des Dickenwachstums ausgeführt worden, so treffen wir zahlreiche isolierte Anschlussbahnen an, welche eine direkte Verbindung der durchschnittenen Gefässstränge sowohl mit den intakt gebliebenen wie unter sich herstellen. Ist die Verwundung jedoch erst nach Beginn

des Dickenwachstums erfolgt, so entsteht in der Hauptsache ein aus langgestreckten Tracheiden bestehendes Wundholz, während die Ausbildung einzelner Gefässstränge ganz in den Hintergrund tritt. Die im ersteren Falle vorhandenen Anschlussbahnen bestehen anfangs meist nur aus Tracheiden mit netzförmigen Verdickungen, welche

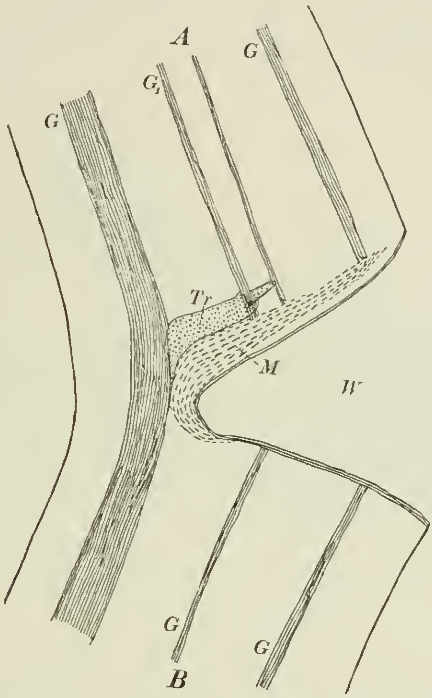


Fig. 1[1]) Längsschnitt durch einen zu Zweidritteln durchschnittenen Spross von *Coleus hybr.* zehn Tage nach der Verwundung. Der Schnitt führt durch die peripheren Partien des Markes, sodass die Bündel einer Flanke getroffen sind. *A* = apicaler, *B* = basaler Teil des Sprosses, *G* = Gefässbündel, *Tr* = Tracheidenbrücke, *W* = Wunde, *M* = Meristem und Wundgewebe, (hier nur an der basalen Wundfläche vorhanden). 16mal vergrössert.

auf direktem Wege oder nach vorhergegangener Teilung aus den Zellen des Markes hervorgegangen sind. Diese Tracheidenstränge, wie sie auch schon VÖCHTING für die Bündelanastomosen von *Beta*

1) Sämtliche folgenden Figuren sind mit dem ABBE'schen Zeichenapparat meist bei stärkerer Vergrösserung entworfen und auf die angegebenen Masse reduziert. Die bei schwacher Vergrösserung gezeichneten Übersichtsbilder 1, 4, 7, 8 und 9 sollen nur den Umfang und die Verteilung der Gefässbündel und der neugebildeten Anschlussbahnen genau zum Ausdruck bringen und sind daher halbschematisch gehalten.

vulgaris beschreibt[1]), treten vorwiegend in den Randpartien des Markes auf. Dagegen finden sich in den mittleren Teilen des Markes Anschlussbahnen, welche ihre Entstehung erst einer vorhergegangenen Teilungstätigkeit und Bildung von Procambiumsträngen verdanken. Diese Letzteren bestehen zumeist von vornherein aus echten Gefässen von der Länge der früheren Markzellen. — Aber auch die aus Tracheiden bestehenden Zellstränge erhalten sehr bald einen Zuwachs von echten Gefässen durch Vermittlung eines Meristems, welches sich an der nach der Wunde hin gelegenen Seite dieser Stränge konstituiert und allmählich eine regelmässige Teilungs-

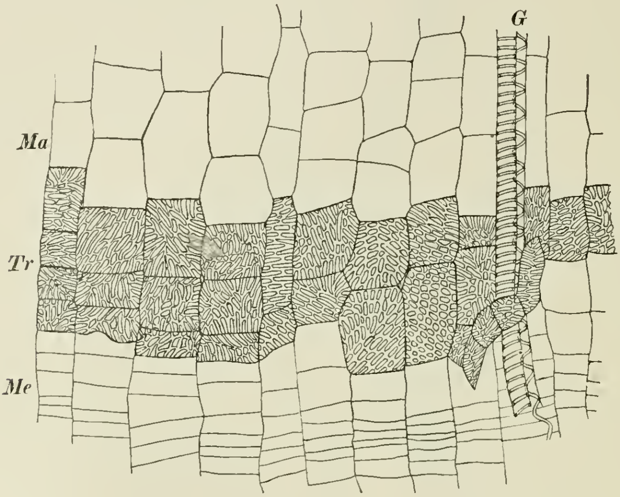


Fig. 2. Ein Teil der auf Fig. 1 abgebildeten Tracheidenbrücke bei stärkerer Vergrösserung. *G* die durch den Schnitt getroffenen Gefässe des Bündels G_1, *Me* = Meristem, *Tr* = Tracheiden, *Ma* = Markzellen. 105 mal vergrössert.

tätigkeit entfaltet. Die Angliederung aller dieser Anschlussbahnen an die letzten intakten Gefässglieder der angeschnittenen Bündel erfolgt in der Regel durch einige schmale Tracheiden, welche von dem Cambium der Bündel gebildet werden oder durch nachträgliche Ausbildung von netzförmigen Verdickungen aus den Parenchymzellen der Gefässbündel hervorgehen.

Das Aussehen eines Tracheidenstranges aus den Randpartien des Markes eines eingeschnittenen Sprosses von *Coleus* zeigt die obenstehende Fig. 2. Sie stellt die eine Hälfte einer in horizontaler Richtung verlaufenden Gefässbrücke dar, welche den Anschluss eines angeschnittenen Bündels an ein nicht verletztes vermittelt (vgl. Fig. 1). Die meisten dort dargestellten grossen Tracheiden dieser Brücke er-

1) a. a. O., S. 122.

wecken den Anschein, als wären sie auf direktem Wege aus den Markzellen entstanden, denen sie bezüglich der Grösse und Gestalt auffallend ähneln. Dies ist aber tatsächlich nicht der Fall. Wohl mögen die Zellen der oberen wie zum Teil der zweiten Reihe keine horizontalen Teilungen erfahren haben, was man aus einem Vergleich mit den intakten Markzellen folgern kann; doch sind fast stets in ihnen vertikale Wände entstanden. Dies ist naturgemäss auf Längsschnitten nicht ersichtlich, geht aber aus der Betrachtung von Quer-

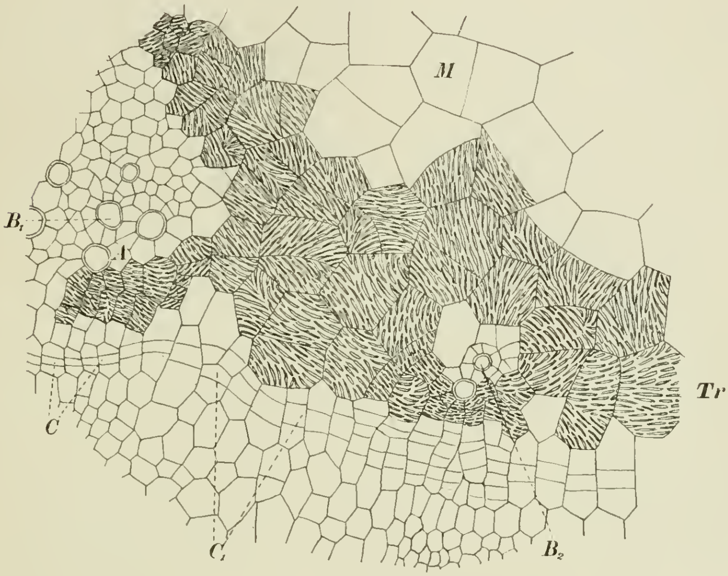


Fig. 3. Querschnitt durch den oberen Teil eines durchschnittenen Sprosses von *Coleus hybr.* nahe der Wundfläche. B_1 = Teile eines grossen an einer Kante befindlichen angeschnittenen Bündels, von dessen jüngstem Gefäss A der eine Teil des Tracheidenstranges seinen Anfang nimmt, während der andere Teil des Stranges auf der Innenseite des Bündels herumzieht und sich an der andern nicht abgebildeten Seite ebenfalls in der Nähe des Cambiums ansetzt. C_1 = die ersten Andeutungen des interfascikularen Cambiums. 105mal vergrössert.

schnitten hervor. Ein solcher, wie ihn Fig. 3 darstellt, zeigt nun, dass die meisten dieser Tracheiden erst nach erfolgter Längsteilung aus den Zellen des Markes hervorgegangen sind. Nur wenige Zellen machen hiervon eine Ausnahme, so mehrere grosse Zellen, welche in der Nähe des kleinen Bündels B_2 liegen (z. B. bei *Tr*) und einige kleinere, welche aus dem Parenchym des Bündels B_1 entstanden sind. Es ist also bei einer Entscheidung, ob Tracheiden direkt oder erst nach vorhergegangener Teilung entstanden sind, stets Vorsicht geboten und eine Vergleichung von Längs- und Querschnitten er-

forderlich. Übrigens treten in den zentralen Geweben von fleischigen Wurzeln bei derartigen Verwundungen häufig grössere Stränge von direkt entstandenen Tracheiden auf, so in den Wurzeln von *Scorzonera hispanica* und wie aus VÖCHTING's Abbildung hervorzugehen scheint, auch in denen von *Beta* (a. a. O. Taf. 10 Fig 11).

Die frühere Fig. 2 zeigt uns gleichzeitig .das Auftreten von Meristemen im Anschluss an diese Tracheidenstränge. Unterhalb der direkt oder durch Teilung gebildeten Tracheiden bemerkt man weit schmälere Tracheiden, welche ihren Ursprung bereits der beginnenden Meristembildung verdanken. In der Folge werden nun in den neuentstehenden Gefässzellen die kürzeren Wände resorbiert und es kommen so die ersten echten Gefässe zustande. Allmählich wird dann die Tätigkeit dieser neugebildeten Meristeme immer regelmässiger und es werden schliesslich auch auf der nach der Wunde zu gerichteten Seite des Meristems Phloemelemente abgeschieden. Dies Meristem erhält somit im Laufe der Zeit die gleichen Fähigkeiten, wie das normale Cambium, mit welchem es nun auch allmählich überall in Verbindung tritt.

In etwas anderer Weise verläuft die Entstehung jener Leitungsbahnen, welche die innern Teile des Markes durchsetzen und eine Verbindung der äussersten Bündelenden der Wundfläche mit denen der andern Wundfläche oder den intakt gebliebenen Bündeln herstellen. Sie bestehen zumeist aus echten Gefässen, während Tracheiden nur im Anschluss an die Bündel zu finden sind. Der Entstehung dieser Gefässstränge geht die Bildung eines richtigen Procambiums voraus. Dies geschieht in der Weise, dass eine Reihe hintereinander liegender Markzellen zwei oder mehr vertikale Längsteilungen ausführen, welche der Verbindungslinie der betreffenden beiden Bündel parallel gerichtet sind. Aus diesen so entstandenen schmalen hohen Zellen werden durch einige horizontale Wände niedrigere Zellen herausgeschnitten, deren Wände bald netzförmige Verdickungen erhalten. Indem gleichzeitig die Querwände dieser Zellen resorbiert werden, kommt die Ausbildung von zusammenhängenden Gefässsträngen zustande

Derartige aus den Markzellen herausgeschnittene Gefässstränge veranschaulicht die Fig. 5, welche einen kleinen Teil des Querschnittes Fig. 4 bei stärkerer Vergrösserung wiedergibt. Die Entstehungsmanier der Gefässstränge ist besonders an den einzelnen Gliedern des Stranges *a* ersichtlich, deren Mutterzellen zum grössten Teil noch klar erkennbar sind. In dieser Fig. 5 deuten die vielfachen annähernd in gleicher Richtung gehenden Teilungen der Markzellen auf die Bildung weiterer Procambiumstränge (*c*) hin. Der von dem Gefässbündel *G* ausgehende schmälere Gefässstrang (*b*) zeigt seitlich in den Mutterzellen wie in den angrenzenden Zellen starke Meristembildung, welche den

Zuwachs an weiteren Gefässelementen und nach längerer Zeit auch an Phloemelementen liefern wird. Die entsprechenden horizontalen Teilungen der Mutterzellen kann man naturgemäss nur auf Längsschnitten erkennen, welche parallel zur Einschnittlinie (Fig. 4, Schn.) gerichtet sind.

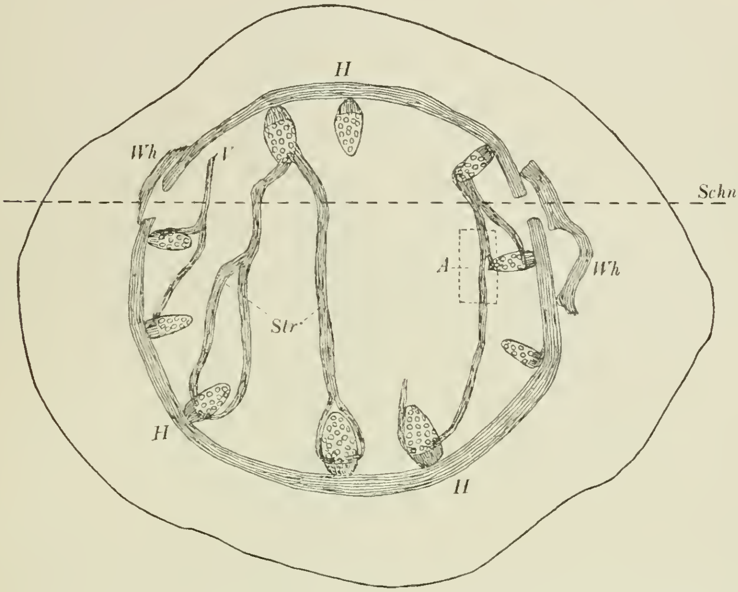


Fig. 4. Querschnitt durch den oberen Teil eines zu $^{2}/_{3}$ durchschnittenen Sprosses von *Achyranthes Verschaffeltii*, 20 Tage nach der Verwundung (nahe der Wundfläche). Die in der Figur oberhalb der Linie *Schn.* liegenden drei Bündel sind intakt geblieben, die sieben unterhalb dieser Linie sind durchschnitten. Die Linie (*Schn.*) bis zu welcher der Schnitt vorgedrungen ist, wird durch die Unterbrechung des Holzringes (*H*) gekennzeichnet, dessen Anlage bei der Ausführung der Operation vermutlich gerade begann. Durch die nach dem Eingriffe erfolgende Gewebedehnung wurde das Cambium an diesen Stellen eingerissen und die so entstandene Wunde erst später durch Callus wieder gefüllt. An diesen beiden Stellen sind isolierte Wundholzkörper (*Wh.*) gebildet. — Die Verbindungsstränge (*Str.*) gehen stets von den jüngsten Gefässen der durchschnittenen Bündel aus, gliedern sich aber meist an die älteren Gefässe der unversehrten Bündel an. Gelegentlich gliedern sich weitere angeschnittene Bündel an solche Gefässstränge an. Der bei *V* abgeschnittene Gefässstrang steigt in den unteren Stammteil herab, wo er sich an das apikale Ende eines Bündels anschliesst.
16mal vergrössert.

Die Entstehung von Gefässsträngen in parenchymatischen Grundgeweben, deren Wachstum bereits abgeschlossen war, ist nicht unbekannt und schon des öfteren gelegentlich von Studien über den Anschluss exogen entstandener Organanlagen an die vorhandenen Gefässbahnen beobachtet worden. So berichtet z. B. CRÜGER in

seinen Untersuchungen über die Gewebeveränderung von Stecklingen[1]) von der Umwandlung parenchymatischer Zellen zu Gefässgliedern, welche Anschlussbahnen für die neu entstehenden Wurzeln liefern.

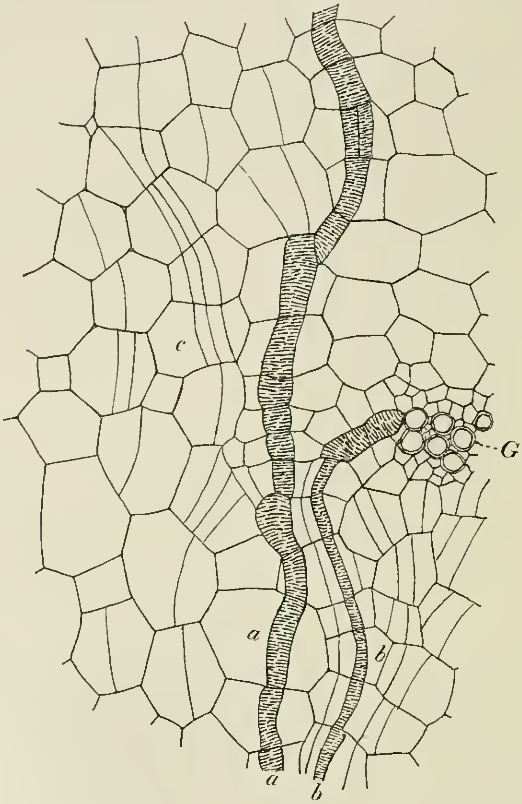


Fig. 5. Das auf Fig. 4 umschriebene Stück *A* bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet (der Schnitt ist versehentlich umgedreht. Bei einer der Fig. 4 entsprechenden Lage müssten die Stellen der Verbindungsstränge bei *a* und *b* nach oben weisen). *G* = Innenseite des durchschnittenen Bündels; der Ansatz des Gefässstranges *b* ist in diesem Falle an die ältesten Gefässe erfolgt. Weitere Erklärung im Text.
80mal vergrössert.

Ebenso beschreiben HANSEN[2]) u. A. die Entstehung von Procambiumsträngen, welche im Rindenparenchym die Verbindung der neuentstandenen Sprossanlagen mit den Gefässbündeln vermitteln. Auch

1) Botan. Ztg. 1860, Bd. XVIII, S. 369 ff.

2) Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen bei Pflanzen, Abhandl. d. Senckenberg. Ges. Frankfurt, 1881, Bd. XII, S. 145.

VÖCHTING's Untersuchungen zeigen eine ähnliche Reaktionsweise der älteren parenchymatischen Zellen innerhalb des Cambiumringes von *Beta vulgaris*[1]).

Die im vorhergehenden beschriebene Neubildungstätigkeit des Markes erscheint jedoch besonders beachtenswert, zumal es sich um Pflanzen handelt, welche bereits eine sehr erhebliche Gewebedifferenzierung aufweisen. Es zeigte sich aber, dass die Reaktionsfähigkeit des Markes nicht in allen Teilen eine gleiche ist, sondern von den Randpartien aus nach der Mitte hin abnimmt. Dies dokumentiert sich darin, dass in den Randpartien die Elemente der Verbindungsstränge zuerst aus Tracheiden bestehen, welche direkt oder nach einfacher Teilung aus den Parenchymzellen hervorgehen, während in den mittleren Partien des Markes erst eine Reihe vorbereitende Teilungen für die Ausdifferenzierung der Verbindungsstränge erforderlich sind. Je älter das Mark wird, desto mehr erlischt seine Reaktionsfähigkeit, bis sie endlich ganz schwindet.

II. Der Entwicklungsverlauf der Anschlussbahnen.

1. Die Anschlussbahnen in Sprossen.

Während der bisherigen Betrachtung hatten wir unser Augenmerk lediglich auf die Ausdifferenzierung der Anschlussbahnen gerichtet, ohne dabei zu berücksichtigen, ob diese Bahnen in ihrer ganzen Ausdehnung gleichzeitig entstehen oder ob sie von einer bestimmten Stelle ihren Ausgang nehmen und von dort weiter vorrücken. Dieser Frage müssen wir uns jetzt zuwenden. Schon ein Blick auf die zuerst einsetzende Wundreaktion, die Callusbildung, zeigt uns eine ungleichmässige Verteilung dieser auf die beiden entgegengesetzten Wundränder. Besonders bei Beginn und in den ersten Wochen der Wundreaktion ist sie bei sämtlichen genannten Versuchspflanzen an der oberen (basalen) Schnittfläche eine viel bedeutendere wie an der unteren (apikalen) Schnittfläche, an welcher sie vorläufig meist ganz unterbleibt (vgl. Fig. 1). Erst nach etwa 3–4 Wochen wird die Callusbildung auch hier stärker und nimmt allmählich immer mehr zu, so dass bei älteren Verwundungen Unterschiede zwischen beiden Schnittflächen oft nicht mehr erkennbar sind. Die Art der Wundreaktion nähert sich demnach ganz der Callusbildung an geringelten Zweigen von Holzgewächsen, bei denen der basale Callus ebenfalls anfangs unter geeigneten Luftfeuchtig-

1) A. a. O., S. 115.

keitsbedingungen in der Entwicklung voraneilt, später aber häufig von dem apikalen an Grösse erreicht wird[1]).

Kurze Zeit nach Beginn der Callusbildung an der basalen Wundfläche nimmt auch die Ausdifferenzierung von Gefässverbindungen ihren Anfang, welche die Kommunikation der durchschnittenen Gefässbahnen wiederherstellt. Diese Verbindungsstränge, mögen sie nun aus Tracheiden oder echten Gefässen bestehen, treten ebenfalls zuerst in der oberen Stammhälfte auf.[2]) Um die Entwicklung dieser Gefässanschlüsse verfolgen zu können, greifen wir auf möglichst junge Verwundungen zurück, bei denen das Aussehen der oberen Stammhälfte (S. 368) auf einen gerade erfolgten Anschluss der durchtrennten Bündel schliessen lässt. War ausserdem das betreffende Internodium zur Zeit der Verwundung noch jung genug, so dass das Cambium seine Tätigkeit noch nicht begonnen hatte, so treten uns lediglich Tracheiden bzw. Tracheenstränge entgegen, während von einer Wundholzbildung meist noch nichts zu bemerken ist.

Betrachten wir auf solchen Präparaten vorläufig die Entwicklung jener Gefässstränge, welche eine Verbindung zwischen den beiden Enden eines durchschnittenen Bündels herstellen, so nehmen wir stets wahr, dass diese am basalen Ende beginnt, und von dort zum apikalen vorschreitet.[2]) Der ganze Entwicklungsverlauf erfolgt aber nicht kontinuierlich, sondern in zwei Absätzen. Bald nach Beginn der Callusbildung nämlich werden vom Cambium des basalen Bündelendes Tracheiden erzeugt, denen sich weitere oft direkt aus dem angrenzenden Wundgewebe gebildete anschliessen. Diese Zellen besitzen oft keine einheitliche Orientierung, obwohl bei ihnen im allgemeinen die Tendenz hervortritt, sich hauptsächlich in der Verlängerung des Bündels zu bilden. Ist nun, wie in unserem Falle eine Verwachsung der beiderseitigen Wundgewebe durch eine dazwischenliegende Glimmerplatte verhindert, so bemerkt man an entsprechend älteren Präparaten, dass die neuentstehenden Tracheiden nur in der Richtung auf jene Stelle hin gebildet werden, wo noch ein Zusammenhang des oberen Sprossteils mit dem unteren besteht. Im Anschluss an diese primären Tracheidenstränge tritt nun äusserst schnell ein Meristem auf, welches den weiteren Zuwachs an echten Gefässen für diese liefert, und auch seine weitere Verlängerung übernimmt. Erst wenn sich dieser Gefässstrang in die untere Sprosshälfte bis in die Nähe des apikalen Bündels vorgeschoben

1) Vgl. meine Untersuchungen über die Differenzierungsvorgänge im Callusgewebe von Holzgewächsen. Jahrb. f. wissensch. Botanik, 1908, Bd. 45, S. 403.

2) Bei älteren Internodien, wo nach derartigen Verwundungen die Wundholzbildung vorherrscht, erfolgt auch diese zuerst ausschliesslich an der basalen Wundfläche.

hat, entstehen als erster Anschluss an dieses wieder eine Reihe echter Tracheiden.

Einen zur Hälfte angelegten Verbindungsstrang zeigt die obenstehende Fig. 6, welche nach einem peripheren Längsschnitt an-

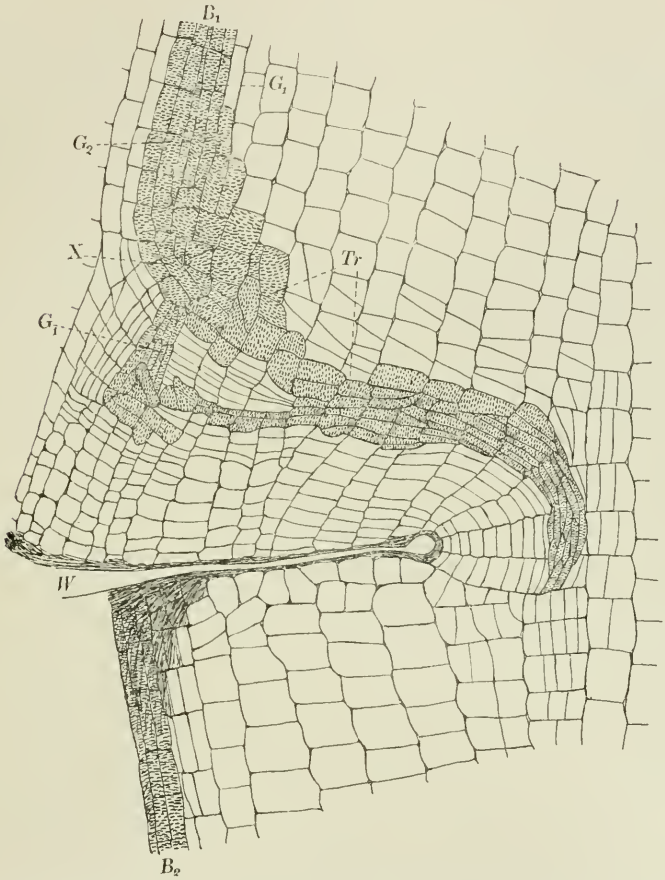


Fig. 6. Längsschnitt durch einen halb durchschnittenen Spross von *Achyranthes Verschaffeltii*, 15 Tage nach stattgehabter Verwundung. W = Wundfläche, B_1 = oberes basales Bündelende, B_2 = die inneren Gefässe des unteren apikalen Bündelendes, Tr = Tracheiden. Weitere Erklärungen im Text. 65mal vergrössert.

gefertigt ist. Das obere Bündel ist seitlich getroffen, so dass nur die Gefässe sichtbar sind. Von diesen sind die mit G_1 bezeichneten die älteren, die mit G_2 bezeichneten die jüngeren, vermutlich nach der Verwundung entstandenen. Diese jüngsten Gefässe finden ihre Verlängerung in den Tracheidensträngen, welche bei x über das Bündel hinweg in das Mark hineingehen. Aus Tracheiden besteht

auch die oberste Zellreihe des in Bildung begriffenen Verbindungsstranges bis zu seiner Umbiegung nach unten. Ebenso sind die kleinen Gruppen von Gefässzellen am untersten Ende des Bündels zum grössten Teil aus Tracheiden zusammengesetzt. Das Ende des ganzen Stranges sowie die auf der Wundseite desselben gelegenen Zellen bestehen aber ausschliesslich aus Gefässen, welche von dem dort vorhandenen Meristem gebildet sind. In der Verlängerung dieses Gefässstranges nach unten hat auf eine kurze Strecke hin im Marke eine rege Teilungstätigkeit Platz gegriffen, welche sich aber noch nicht bis zum apikalen Bündelende fortgesetzt hat. Die oberen Zellen dieses letzteren sind desorganisiert, wie dies am apikalen Bündelende oft eintritt.

Der Anschluss eines solchen vom basalen Bündelende herabkommenden Verbindungsstranges an das apikale erfolgt vermutlich im letzten Stadium sehr schnell, denn es gelingt nicht, Stränge aufzufinden, welche kurz vor der Verschmelzung mit dem apikalen Bündelende stehen. Es ist deshalb auch nicht mit Sicherheit zu ermitteln, ob etwa im letzten Moment das apicale Bündelende ebenfalls noch aktiv an der Vollendung der Verbindungsbahn beteiligt ist. —

Der ganze Entwicklungsgang der Gefässverbindungen zerfällt demnach in zwei Abschnitte, von denen der erste die Anlage der Gefässzellen am basalen Bündelende, der zweite die weitere Ausdifferenzierung des eigentlichen Verbindungsstranges und seinen Anschluss an das apikale Bündelende umfasst.

In gleicher Klarheit tritt die geschilderte Entstehung der Gefässverbindungen bei Wiederverwachsung von schief durchschnittenen Stämmchen der genannten Pflanzen zutage. Hat man bei der Anlage des Verbandes dafür gesorgt. dass die Bündelenden nicht genau wieder aufeinanderstossen, sondern etwas gegeneinander verschoben sind, so entsteht zuerst meist ein kleiner Callus, welcher fast ausschliesslich von der oberen Wundfläche geliefert wird. Durch diesen hindurch erfolgt dann die Anlage der Verbindungsstränge. Untersucht man nun verschieden alte Versuchsobjekte, so erhält man neben den fertigen Stadien auch solche, bei denen die Verbindungsstränge erst zur Hälfte ausgebildet sind. Diese zum grossen Teil aus echten Gefässen bestehenden Stränge beginnen ebenfalls stets am basalen Ende des durchschnittenen Bündels und schieben sich von dort in den Callus der Verwachsungsregion vor, bis sie auf das apikale Bündelende treffen. Daneben findet man, besonders bei fest aufeinander gepressten Wundflächen und Fehlen eines eigentlichen callösen Zwischengewebes vielfach die in der früher beschriebenen Weise aus Tracheiden gebildeten Gefässbrücken. Naturgemäss ist es bei allen diesen Untersuchungen erforderlich, stets das ganze Sprossstück in

Schnitte zu zerlegen. Denn nur bei stetem Vergleich der aufeinander folgenden Schnitte ist es möglich, zu entscheiden, ob die betreffenden Anschlussbahnen wirklich erst zur Hälfte gebildet waren oder nur am unteren Ende abgeschnitten sind.

* * *

Ist in den eingeschnittenen Sprossen einem basalen Bündelende keine Gelegenheit geboten, einen Verbindungsstrang an ein apikales Bündelende zu entsenden, so sucht es Anschluss an ein unverletzt gebliebenes Bündel. Die so entstehenden Gefässbrücken, welche nun oft einen vollkommen horizontalen oder wenig geneigten Verlauf nehmen, weisen all die verschiedenen Arten der Ausdifferenzierung von der direkt entstandenen Tracheide bis zur regelrechten Gefässzelle auf, wie sie früher beschrieben wurden (Fig. 2 und 3). Auch diese horizontalen Anschlussbahnen nehmen ihren Ausgang von den jüngsten Gefässen des Bündels (Fig. 3 bei *A*), und ziehen von dort auf kürzestem Wege zu einem intakt gebliebenen Bündel, an dessen ältere Gefässe sie sich meist als die nächstliegendsten ansetzen. Ein Anschluss dieser Gefässbahnen an weitere basale Bündelenden, welche in der Richtung ihres Verlaufes liegen, findet in der Regel nicht statt, sondern diese werden meist von ihnen umgangen. Findet man ein derartiges Bündel dennoch an einen solchen Strang angeschlossen, so ist der Anschluss sekundär von diesem Bündel aus erfolgt. Das ersieht man schon daraus, dass die Anschlussbahnen eines solchen Bündels meist von den jüngsten Gefässen ausgehen.

Auch bei einer Angliederung der angeschnittenen an die unverletzten Bündel reagieren demnach ebenfalls nur die basalen Bündelenden, während die apikalen untätig bleiben. Der Anschluss dieser letzteren erfolgt nur durch jene Bahnen, welche von den basalen Enden des oberen Sprossstückes frei in das untere herabsteigen, also keinen Anschluss an intakt gebliebene Bündel gefunden haben. Die apikalen Bündelenden sind also zur selbständigen Anlage von Verbindungssträngen nicht befähigt. Wohl kann sich bei älteren Verwundungen auch dort mit der Zeit durch die Tätigkeit des Cambiums ein kleiner Gefässzuwachs und Wundholzbildung bemerkbar machen, ebenso wie dies auch am apikalen Rande geringelter Zweige von holzigen Gewächsen allmählich geschieht. Doch kann auf diese Weise nur ein Zusammenschluss von aneinander grenzenden Bündeln zustande kommen, dagegen die Bildung eigentlicher Verbindungsstränge und ein Anschluss an entfernt liegende Bahnen nicht erfolgen.

2. Die Anschlussbahnen von Sprossanlagen.

Die im vorhergehenden mitgeteilten Ergebnisse ergänzen einmal die Untersuchungen VÖCHTING's, indem sie zeigen, dass die Verbindung der durchschnittenen Gefässbahnen nicht nur in einer dem Bündelverlauf entsprechenden Richtung erfolgt, sondern dass diese stets an dem basalen Ende der Gefässbahnen ihren Anfang nimmt und von dort erst zur apikalen oder einer unverletzt gebliebenen vorschreitet. Diese Anschlussbahnen zeigen somit eine analoge Entstehung wie diejenige der Adventivknospen, welche uns an isolierten Blättern und Wurzeln sowie an Callusbildungen entgegentreten. Denn die Angliederung solcher Neuanlagen an die vorhandenen Gefässbahnen erfolgt ebenfalls stets von ihrer Basis aus und schreitet von dort in der Richtung auf einen Gefässteil weiter. Dies konnte schon früher BEIJERINCK[1]) für die Wurzelknospen von *Ailanthus*, *Aristolochia* u. a. sowie jüngst ich selbst für die im Callus gebildeten Sprossanlagen[2]) nachweisen. Diese basal beginnende Reaktion findet übrigens auch ein weiteres Gegenstück in der von JOST[3]) gefundenen Einwirkung der Blatt- resp. Sprossentwicklung auf die Gefässbildung. Auch in diesem Falle pflanzt sich die von dem wachsenden Organ ausgehende Reizwirkung nach abwärts fort und äussert sich dort in einer entsprechenden Gefässbildung des Cambiums.

Einen besonders klaren Fall einer Einwirkung der Sprossentwicklung auf ruhendes Gewebe, welcher früher noch nicht eingehender geschildert wurde, möchte ich zum Vergleiche hier anführen. Es war dort gezeigt, dass auch der aus dem Marke hervorsprossende Callus bei stetem Entfernen des Cambialcallus imstande ist, Sprosse zu produzieren. Diese wachsen aber ebenso wie der gesamte Markcallus, sobald eine gewisse Grösse erreicht ist, im allgemeinen nicht weiter und gehen dann, wie auch dieser, mit der Zeit zugrunde. Wird diesem Callus aber eine Verbindung mit dem Cambium und ein Anschluss an die jüngsten Gefässe ermöglicht, so geht das Wachstum des Callus sowohl wie der Sprosse kontinuierlich weiter, und es kommt zu keiner oder nur einer vorübergehenden Wachstumshemmung. Eine neuerdings benutzte Versuchsanstellung[4]) gestattete nun aufs klarste die Entwicklung der Anschlussbahnen für die Sprosse des Markcallus oder des dort befindlichen Wundholzes an die jüngsten Gefässe des Stecklings zu verfolgen. Zu diesem

1) Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. Amsterdam, 1886, S. 64 und 108.

2) Jahrb. f. wiss. Botanik, 1908, Bd. 45, S. 365.

3) Botan. Ztg., 1891, Bd. 49, S. 385 ff. und 1893, Bd. 51, S 99. 107 ff.

4) A. a. O., S. 384, Anm.

Zwecke wurde an den betreffenden Stecklingen einige Millimeter von der Wundfläche entfernt eine horizontale bis auf das Mark gehende Röhre ausgebohrt, welche sich in der Folge schnell mit Callus füllte. Die Verbindung des Markcallus mit dem in diesem Callus entstandenen Wundholz erfolgte nun durch Gefässstränge, welche ihren Weg durch das sonst völlig untätige Mark hindurch nahmen.

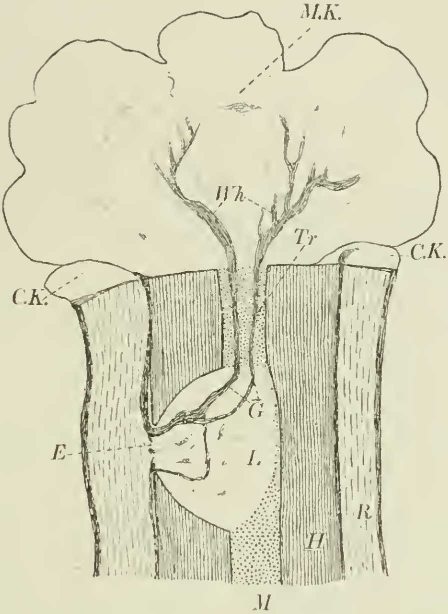


Fig. 7. Medianer Längsschnitt durch einen Steckling von *Populus canadensis* nach sechswöchentlicher Kultur bei 90—94 pCt. Luftfeuchtigkeit. *H* = Holz, *R* = Rinde, *M* = Mark. Das in der Zeichnung im Querschnitt gesehene Ende des von Callus erfüllten Bohrganges steht bei *E* mit dem Cambium in Verbindung. Von dieser Stelle aus sind Gefässstränge in den Bohrgang eingedrungen, und zwar ist zu beachten, dass dies am stärksten vom oberen basalen Rand der Öffnung, dagegen schwach vom unteren apikalen Rand her erfolgte. *MK* = Markcallus, *CK* = Reste des Cambialcallus. 6mal vergrössert.

Eine solche bereits fertige Gefässverbindung zeigt die vorstehende Fig. 7. Der dort abgebildete Markcallus hat sich unter entsprechenden Versuchsbedingungen sehr kräftig entwickelt und keine Sprosse erzeugt[1]), dagegen relativ viel gefässreiches Wundholz gebildet. Durch das Mark hindurch ziehen zwei Gefässbahnen (*Tr* u. *G*), welche zum Teil aus Tracheiden, zum Teil aus kurzen Tracheen bestehen, und die Verbindung mit den Gefässsträngen in der Einstichröhre

1) A. a. O. S. 455.

vermitteln. Derartige Gefässbahnen nehmen meist ihren Weg durch die Region der Markkrone, also durch die wachstumsfähigsten Partien des Markes, können aber auch, wie in diesem Falle, im Zentrum des Markes gelegen sein. Alle unterhalb der Verwundungsstelle gelegenen Teile des Markes sind dagegen untätig geblieben, ebenso wie die seitlich von den Verbindungssträngen liegenden Partien; sie sind mit grossen Massen von Calciumoxalat erfüllt.

Diese lokalisierte Aktivierung des ungefähr sechs Jahre alten Markes, ist in den geschilderten Versuchen besonders auffällig. Allerdings steht eine solche Neubildungstätigkeit nicht vereinzelt da. denn bereits Mäule[1]) und jüngst Krieg[2]) haben bei Verletzungen des Holzkörpers schon gelegentlich eine Wundholzbildung im angrenzenden Marke beobachtet, ohne jedoch die eigentlichen Ursachen ermitteln zu können. In unserm Falle ist es jedoch möglich, die Wirkung eines von einem bestimmten Organ ausgehenden Reizes auf das Mark und dessen Reaktion von Beginn an zu verfolgen. Dieses Vordringen von Gefässbahnen in das Mark hinein findet aber nur dann statt, wenn eine Verbindung des letzteren mit dem Cambium geschaffen ist. Sonst treten höchstens kurze Gefässstränge auf, welche sich direkt an der Wundfläche an die Gefässe der Markkrone ansetzen. Die Deutung des geschilderten Reaktionsverlaufes wird uns noch später zu beschäftigen haben.

3. Die Anschlussbahnen in Wurzeln.

Über das Verhalten von Wurzeln bei entsprechenden Verwundungen wurden eingehendere Untersuchungen nicht angestellt. sondern nur einige orientierende Versuche mit wenigen Arten unternommen. Der Vollständigkeit halber teile ich sie jedoch mit, zumal sie zur Verallgemeinerung der soeben angeführten Befunde dienen können. Sie beziehen sich auf die Keimwurzeln von *Vicia Faba* und *Phaseolus multiflorus* sowie auf die fleischigen Wurzeln von *Scorzonera hispanica.*

Für das Studium der Ausdifferenzierung der Gefässverbindungen zwischen den einzelnen angeschnittenen Bündeln bilden die Keimwurzeln kein so günstiges Objekt wie die Sprosse, da ihre Bündel im Zentralzylinder relativ eng zusammengerückt sind und sich daher zwischen ihnen keine grösseren aus Parenchym bestehenden Gewebeteile befinden, wie dies bei vielen fleischigen Wurzeln der Fall ist. Trotzdem kommen auch hier ähnliche Gefässanschlüsse vor, wie wir sie

1) Faserverlauf im Wundholz. Bibliotheca botanica, 1896, Heft 33, S. 27.

2) Beiträge zur Kenntnis der Callus- und Wundholzbildung geringelter Zweige usw. Diss. Würzburg, 1908, S. 26 ff.

soeben kennen gelernt haben. Um diese zu erhalten, wurden 4 bis 5 *cm* lange Keimwurzeln der genannten Arten in einer Entfernung von 20 *mm* von der Spitze bis auf $^2/_3$ ihres Durchmessers durchschnitten und dann in Sägespänen weiter kultiviert. Bereits zwei Wochen später ist meist eine kräftige Neubildungstätigkeit an der Wundfläche eingetreten. Vorläufig sind es aber lediglich die Zellen des apikalen, also des der Wurzelbasis zugekehrten Wundrandes. und zwar in erster Linie die des Zentralzylinders, welche eine lebhafte Teilungstätigkeit aufweisen. Die direkt an der Wunde gelegenen Zellen sind zumeist stark hypertrophiert und zeigen auf ihren Aussenwänden in grosser Menge jene eigenartigen knopf- oder warzenförmigen Verdickungen, wie sie schon des öfteren an hypertrophierten Zellen beobachtet wurden[1]).

Wenige Tage später treten auch schon die ersten Gefässanschlüsse zwischen den apicalen Bündelenden auf, d. h. zwischen denen der basal gelegenen Wurzelhälfte. Hat das Dickenwachstum bereits begonnen, so wird auch Wundholz, bestehend aus langgestreckten schmalen Tracheiden von gleicher Länge wie die Cambiumzellen an dem apicalen Bündelende gebildet. War nun der Zentralzylinder völlig durchschnitten, so erfolgt gleichzeitig mit diesen Vorgängen die Bildung eines Verbindungsstranges zwischen den Bündeln der oberen und der unteren Wurzelhälfte. Dieser Strang entsteht aus den äussersten Partien des Zentralzylinders und den innersten der Rinde nach vorangegangener Teilungstätigkeit. Ist der Schnitt bis auf drei Viertel des Wurzeldurchmessers geführt, so werden noch aus den relativ weit peripher gelegenen Rindenpartien Teilungsgewebe gebildet und aus diesen Gefässstränge regeneriert. Stets nimmt die Bildung der genannten Gefässstränge an den apicalen Bündelenden ihren Anfang und schreitet von dort nach dem basalen vor.

In der Folge werden nun auch Gefässanschlüsse zwischen den basalen Enden der Bündel angelegt; sie nehmen ebenfalls ihren Ausgang von den aus der oberen Wurzelhälfte herabsteigenden Gefässverbindungen und greifen allmählich auf die entfernteren Bündel über. Selbst wenn diese Reaktionen bereits in der unteren Wurzelhälfte erfolgt sind, ist eine Callusbildung auf dieser Wundseite meist noch nicht eingetreten. Die Unterschiede in der Callusbildung sind also hier meist ausgeprägter als an Sprossen.

Unsere Versuche an Wurzeln ergeben demnach analoge Resultate wie diejenigen an Sprossen. Stets beginnt die Bildung der Anschlussbahnen an den Bündelenden des einen Wundrandes, in diesem Falle

1) Vgl. KÜSTER, Pathologische Pflanzenanatomie, 1903, S. 166 und die dort zitierte Literatur.

des apicalen, also in der der Wurzelbasis zugekehrten Hälfte der durchschnittenen Wurzeln. Dies ist aber jene Seite, welche der basalen an Sprossen entspricht, während die der apicalen Seite der Sprosse entsprechende an der Wurzel die basale ist, welche ja auch im gegebenen Falle die Sprossbildung übernimmt.[1]) Erst vom apicalen Bündelende aus schiebt sich der Verbindungsstrang zum basalen vor. Dabei zeigt es sich, dass auch hier ausser den Geweben des Zentralzylinders die sonst nicht neubildungsfähigen Rindengewebe zur Ausbildung von Gefässbahnen angeregt werden, in der gleichen Weise wie dies bei dem Markgewebe der Sprosse von *Populus canadensis* geschah.

* * *

Ein besonders günstiges Objekt zum Studium der Entwicklung der Gefässanschlüsse bieten die Wurzeln von *Scorzonera hispanica*. Dieser Vorzug ist durch die Anordnung der Gefässstränge bedingt, welche frei im parenchymatischen Zentralzylinder verteilt sind, während sich die Milchröhren bekanntlich nur in der Rinde vorfinden. Werden die während des ganzen Winters käuflichen Wurzeln bei genügender Wärme und Feuchtigkeit kultiviert,[2]) so schreiten sie nach entsprechender Verwundung schnell zur Reaktion. Sie wurden für unsere Versuche bis auf die Hälfte ihres Durchmessers durchschnitten und darauf, um das leicht eintretende Zusammenwachsen zu verhindern, in den Spalt wieder eine Glimmerplatte geschoben. Die Reaktion erfolgte hier ganz in der gleichen Art wie bei den Keimwurzeln beschrieben wurde, ist jedoch, wie gesagt, leichter zu verfolgen, da die Anschlussbahnen eine grössere Ausdehnung besitzen.

Unsere nebenstehende Fig. 8 zeigt eine derartige Wurzel vierzehn Tage nach der Verwundung. Die Verbindungsstränge, welche hier zum grossen Teile aus Tracheiden bestehen, sind bereits fertig ausgebildet. In der Orientierung dieser Stränge ist ein starker Gegensatz zwischen den opponierten Bündelenden bemerkbar. Besonders am vorderen der beiden apicalen Bündelenden sind grössere Komplexe von Tracheiden vorhanden, welche sich allmählich zu einem Gefässstrange ordnen und der Kontaktstelle mit der unteren Wurzelhälfte zuwenden, um hier gemeinsam mit dem vom anderen Bündel herkommenden Strang in diese einzutreten. Nach dem Ein-

1) Vgl. Vöchting, Organbildung, 1878, S. 84 ff.

2) In feuchten Sand eingesetzt, mit einer Glocke überdeckt und bei 25° C. im Wärmezimmer des hiesigen Instituts gehalten.

tritt in die untere Hälfte gabeln sich beide Gefässstränge mehrmals und suchen dort einen Anschluss an die basalen Bündelenden, welcher in kleinerer oder grösserer Entfernung von der Wundfläche erreicht wird.

Wie zwischen den Gefässsträngen wird auch zwischen den gegliederten Milchröhren von *Scorzonera* nach gewaltsamer Trennung

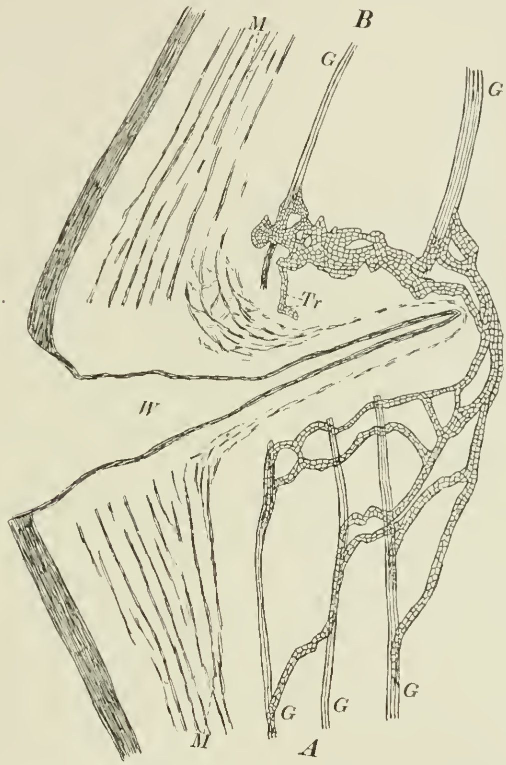


Fig. 8. Peripherer Längschnitt durch eine halb durchschnittene Wurzel von *Scorzonera hispanica*. *B* = basale, *A* = apicale Wurzelhälfte. *G* = Gefässe, *M* = Milchröhren, *W* = Wunde. *Tr* = blind endigender Tracheidenstrang. 16mal vergrössert.

die Kontinuität wieder hergestellt. Zu diesem Zwecke werden in der Rinde aber auch im Zentralzylinder der Wurzel durch Teilungstätigkeit der betreffenden Zellen Verbindungsstränge angelegt, deren Ausdifferenzierung in ähnlicher Weise wie bei den Gefässen erfolgt. Die Art der Ausdifferenzierung jedoch sowie die Entstehung der Verbindungsstränge, welche ebenfalls am apicalen Wundrand ihren Anfang nimmt, soll bei späterer Gelegenheit behandelt werden.

III. Zur Analyse des Reizvorganges.

Nachdem wir über die Entstehung der Gefässverbindungen einige Klarheit erlangt haben, wenden wir uns jetzt einer Analyse des Reizvorganges zu, dessen Endglied die Ausdifferenzierung jener Gefässbahnen darstellt. Diese hat vor allem festzustellen, ob der genannte Neubildungsvorgang einen einheitlichen Prozess darstellt, oder ob er sich in einzelne Glieder auflösen lässt. Eine solche analytische Betrachtung wurde bisher nicht versucht, ist aber unerlässlich, da sie uns erst über die Wirkungsweise desjenigen Reizes orientieren kann, dessen Erforschung wir ja einleitend als unsere Aufgabe dargestellt haben. — Nun zeigten schon die entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen, dass der ganze Reaktionsverlauf in zwei Hauptabschnitte zerfällt. Von diesen umfasst der erste die Zeit von der Trennung der Leitungsbahnen bis zum Beginn der Reaktion, welche sich in der Ausdifferenzierung von Gefässzellen am basalen Bündelende dokumentiert. Im zweiten erfolgt dann die Entstehung eines einheitlichen Gefässstranges und seine Lenkung zu einem apicalen Bündelende oder einem anderen unverletzten Bündel. Dieser letztere Abschnitt stellt demnach den uns in erster Linie interessierenden Teil des ganzen Neubildungsvorganges dar, und seine Erforschung wird uns deshalb in der Hauptsache zu beschäftigen haben. Entsprechend diesen Einzelreaktionen müssen wir aber auch zwei verschiedene, diese bedingende Reizanstösse unterscheiden, und damit erfährt unsere Betrachtung schon eine wesentliche Vereinfachung.

Diese Teilung des Reaktionsverlaufes ist keine willkürliche, sie beruht vielmehr auf der Möglichkeit einer auch experimentell durchführbaren Trennung. Denn die erste Reaktion erfolgt auch dann am basalen Ende eines jeden durchtrennten Gefässbündels, wenn es in keiner lebendigen Kontinuität mit anderen intakten Gefässbündeln oder apicalen Bündelenden bleibt. Dies zeigt ein jeder Steckling der genannten Pflanzen. Auch er lässt einige Zeit nach der Abtrennung eine Reaktion bestehend in der Bildung von Gefässzellen am basalen Bündelende erkennen, während eine solche am apicalen Bündelende vorläufig nicht erfolgt. Die schnelle Auslösung der Reaktion an dieser bestimmten Stelle kann demnach auch nicht von irgend welchen Reizen abhängig sein, welche ihre Entstehung in apicalen Bündelenden oder anderen intakten Bündeln nehmen. Sie muss vielmehr auf irgend welchen in dem betreffenden Bündel selbst herrschenden inneren Bedingungen beruhen. Es erfolgt diese Reaktion aus gleichen Gründen wie alle jene Polaritätsreaktionen, deren Ursachen wir bisher noch nicht kennen. Dass der Wundreiz als solcher hier eine besondere Rolle spielen sollte, ist nicht anzu-

nehmen, denn sonst würde die Reaktion mit gleicher Intensität auch am apicalen Bündelende erfolgen. Eher könnte man wohl hier an irgend welche Folgen der veränderten Stoffleitungsvorgänge denken. Doch lässt sich eine nur einigermassen begründete Ansicht über die Natur dieses Reizes vorerst nicht aufstellen. Wir müssen uns eben hier wie in anderen Fällen mit der Annahme begnügen, dass infolge der Durchtrennung des Bündels Wechselwirkungen ausgelöst (resp. Hemmungen aufgehoben) werden, welche die genannte Reaktion hervorrufen.

Eine andere Frage dagegen bleibt es, ob nicht vielleicht derjenige Reiz, welcher die Auslösung des zweiten Abschnittes des Reaktionsverlaufes, die Bildung der eigentlichen Gefässverbindung bedingt, einer kausalen Erforschung zugänglich ist. Seine Funktion ist ja eine wesentlich andere wie die des primären Reizes. Sie besteht in erster Linie in der Lenkung der aus inneren Ursachen zur Ausdifferenzierung gelangenden Gefässzellen nach einer bestimmten Stelle, d. h. zu einem apicalen Bündelende oder einer intakten Gefässbahn hin. Gleichzeitig gibt der Reiz allerdings sicherlich noch den Anstoss zur weiteren Gefässentstehung, sowie zu einer Beschleunigung der Ausbildung der Verbindungsstränge. Die genannte Reizwirkung ist also in der Hauptsache eine orientierende (direktive) und erst in zweiter Linie eine formative. Sie nähert sich demnach bezüglich ihrer Eigenschaften denjenigen Reizwirkungen, welche wir als tropistische zu bezeichnen pflegen.[1])

Die Tatsache, dass stets intakte Bündel oder apicale Bündelenden vorhanden sein müssen, damit eine Auslösung dieses zweiten Abschnittes des Reaktionsverlaufes vor sich gehen kann, legt die Vermutung nahe, dass auch von ihnen die Reizwirkung ihren Ausgang nimmt. Es fragt sich nun, ob es möglich ist, diesen Reiz auf einfachere physikalische oder chemische Faktoren zurückzuführen, oder ob wir uns weiter mit der Annahme funktioneller Wechselwirkungen begnügen und so auf eine Klärung der Natur dieses Reizes verzichten müssen.

1. Die Art der Ausbreitung des Reizes.

Bevor wir uns aber einer Betrachtung derjenigen Faktoren zuwenden, welche hier als Reize in Frage kommen könnten, wollen wir zunächst versuchen, die Grenzen der Wirkungssphäre dieses Reizes zu ermitteln, und so eine Anschauung von seiner Ausbreitungsmanier zu erhalten. Schon unsere letzten Versuche machten es wahr-

1) Vgl. z. B. PFEFFER, Pflanzenphysiologie, Bd. II (1904) § 107.

scheinlich, dass sich die Wirkung des Reizes auf relativ grosse Entfernung erstrecken muss. Denn es kam dort trotz umfangreicher Hindernisse immer noch zur Anlage von Verbindungssträngen zwischen den beiden Enden eines Bündels.

Dass Verbindungsstränge überhaupt nicht nur in der Richtung der Gefässbahnen, also der Polarität folgend, angelegt werden, sondern, wenn die Lage des anderen Bündelendes dies verlangt, bis zu 90° von dieser abgelenkt werden können, beweisen schon die Resultate, welche VÖCHTING gelegentlich der Verwachsung von verkehrt transplantierten Gewebestücken erhielt.[1]) Das Gleiche zeigen die vorher beschriebenen in horizontaler Richtung angelegten Gefässverbindungen zwischen basalen Bündelenden und intakten Bündeln. Doch handelte es sich in diesen letzten Fällen um eine gradlinige Verbindung und auch um eine entsprechende Reizausbreitung zwischen den in Betracht kommenden Punkten des Bündels. Dagegen weisen unsere früheren Erfahrungen darauf hin, dass der in Betracht kommende Reiz nicht unbedingt gradlinig von dem einen Bündelende zu dem anderen verlaufen muss, sondern sich unter Umständen sogar ziemlich diffus durch das ganze Gewebe ausbreiten kann. Ist dies letztere aber der Fall, so muss eine Anlage von Verbindungsbahnen auch dann noch erfolgen, wenn nur an einer von dem Bündelende relativ weit entfernten und eng begrenzten Stelle eine Kontinuität mit einem Sprossteile besteht, in welchem sich apicale Bündelenden oder intakte Bündel befinden. Die Richtigkeit einer solchen Annahme konnte naturgemäss nur durch das Experiment erbracht werden.

Zu diesem Zwecke wählte ich die Transplantationsmethode, welche in der Weise modifiziert wurde, dass das Pfropfreis nur an einer eng begrenzten Stelle einen Kontakt mit der Unterlage und damit die Möglichkeit zu einer Verwachsung mit dieser erhielt. Die betreffende Stelle befand sich in möglichst weiter Entfernung von den einzelnen Bündeln in der Mitte des Markes. Für die Versuche wurden junge, kräftig gewachsene Pflanzen von *Achyranthes* und *Iresine* benutzt, deren Mark, wie früher gezeigt, infolge seiner Grösse und Reaktionsfähigkeit für die soeben genannten Zwecke vorzüglich geeignet ist. Dagegen überstanden die anderen Arten bis auf wenige Exemplare von *Coleus* die experimentellen Eingriffe nicht.

Den betreffenden Pflanzen, welche sehr kräftig sein mussten, wurden vor Ausführung der Operation sämtliche Blätter genommen. Dann wurde das jüngste gerade ausgewachsene Internodium in der Mitte quer durchschnitten, auf den Stumpf eine etwa 0,1 *mm* starke, in der Mitte durchlochte Glimmerplatte gelegt und darüber der obere

1) A. a. O. z. B. S. 153.

Sprossteil mittels zweier Holzschienen und Bast in der früheren Lage befestigt. Diese Glimmerplatte war von rechteckiger Form und besass im Schnittpunkte der Diagonalen ein Loch von 0,5 bis 1 *mm* Durchmesser, welches mit feiner Nadel ausgebohrt war. Es war darauf zu achten, dass das Loch des Glimmerplättchens sich gerade in der Mitte des 2—3 *mm* breiten Markes befand. Ebenso mussten die Ränder der Glimmerplatte genügend weit über die Wundfläche hervorstehen, damit keine äussere Umwachsung derselben möglich wurde. Eine solche kann man übrigens bei ständiger Kontrolle in ihrem Beginn noch rechtzeitig mit scharfem Skalpell trennen.

Um ein Vertrocknen des oberhalb des Glimmerplättchens befindlichen Sprossteils zu verhindern, ist es naturgemäss erforderlich, die Transpiration der Versuchspflanzen auf ein Minimum herabzusetzen. Doch ist es wiederum auch nicht angängig, diese Pflanzen im dampfgesättigten Raum zu halten, da sonst zu schnell Fäulnis, Pilzinfektion oder das Abwerfen der verwundeten Internodien an den Knoten erfolgt. Nach einer Reihe von vergeblichen Versuchen gelang es, während der Sommermonate einen Erfolg zu erzielen, wenn die Versuchspflanzen in einem schattigen, feuchten Glashause, dessen Temperatur 20° C. nicht überstieg, untergebracht und ausserdem mit hohen Glasglocken überdeckt waren. Selbst unter diesen Umständen trat ein merkliches Welken der oberhalb der Glimmerplatte befindlichen Sprossstücke, insbesondere der apical gelegenen Partien dieser nach Verlauf einer Woche ein. Aber während die oberen Sprossstücke von zwei Dritteln der Versuchspflanzen immer mehr welkten und allmählich zugrunde gingen, änderte sich dies bei einem Drittel der Pflanzen nach drei Wochen. Die Spitzen richteten sich wieder auf und wurden turgescent, allerdings nur, solange sie sich unter der Glocke befanden. Allmählich wurde auch makroskopisch ein Wachstum an der Basis des aufgesetzten Sprossteiles bemerkbar und nach dem Wegnehmen der Schienen ergab sich, dass eine Verwachsung zwischen beiden Sprossteilen durch das enge Loch des Glimmerplättchens hindurch erfolgt war. Da die Verwachsungsstelle eine sehr begrenzte ist, so ist bei der Lösung des Verbandes die grösste Vorsicht geboten, um ein sofortiges Auseinanderreissen beider Sprossteile zu verhüten. Aus gleichen Gründen wurde auch das Glimmerplättchen nicht entfernt, zumal es sich bei genügender Feinheit fast ebenso leicht wie die Gewebe in Schnitte zerlegen liess.

Auf Längsschnitten, welche durch die Verwachsungsstelle dieser Objekte geführt wurden, zeigte sich nun, dass eine Verbindung der Bündelenden beider Sprossteile durch das enge Loch des Glimmerblättchens hergestellt war. Denn von den angeschnittenen Bündeln des oberen Sprossteils führten Leitungsbahnen durch das Mark hin-

durch auf das ausgesparte Loch der Glimmerplatte zu, durch dieses hindurch und setzten sich dann an die apicalen Enden der angeschnittenen Bündel des unteren Sprossteils an. Oft war das Loch der Glimmerplatte vollkommen von den sich hindurchdrängenden Gefässsträngen ausgefüllt. Nur bei relativ grosser Öffnung war in der Mitte noch parenchymatisches Gewebe vorhanden. Dies letztere zeigt die nebenstehende Figur 9, welche einen medianen Längsschnitt durch eine derartige Verwachsungsstelle veranschaulicht.

Die Art der Anlage der Gefässstränge geschieht in ganz gleicher Weise, wie dies für die anderen Verbindungsstränge früher be-

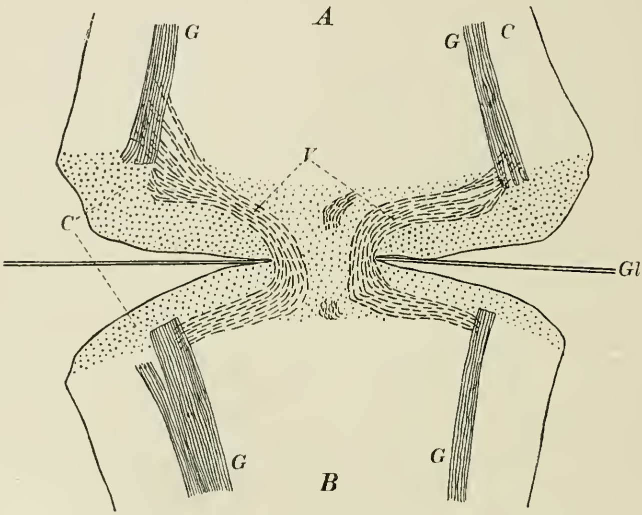


Fig. 9. Längsschnitt durch eine Verwachsungsstelle eines Sprosses von *Achyranthes Verschaffeltii* 25 Tage nach ausgeführter Operation. *A.* = oberer Sprossteil, *B.* = unterer Sprossteil, *G.* = Gefässbündel, *V.* = Verbindungsstränge, *Gl.* = Glimmerplatte, *C.* = Callusgewebe der Wundflächen (punktiert). 16mal vergrössert.

schrieben wurde (vgl. Fig. 6). Die primären Glieder der Gefässstränge, besonders die Anschlusszellen an die Gefässe der Bündel, bestehen meist aus Tracheiden, während die Zellen an der Verwachsungsstelle und der neue Zuwachs fast ausschliesslich echte Gefässe sind. Allmählich wird dann auch eine Verbindung zwischen dem Meristem dieser Gefässstränge und dem Cambium der Bündel hergestellt.

Halbfertige Stadien dieser durch Glimmerplättchen gelenkten Gefässverbindungen sind äusserst schwer zu erhalten. Wenn nämlich das Aussehen des oberen Sprossteiles auf eine gerade erfolgte Verwachsung schliessen lässt, so erhält man auf entsprechenden Längsschnitten entweder schon völlig entwickelte Verbindungsstränge oder

die Verwachsung ist noch nicht erfolgt und beide Sprossteile fallen bei Lösung des Verbandes auseinander. Auf entsprechenden Längsschnitten ist dann noch keine Andeutung der die Gefässbildung im Marke einleitenden Vorgänge zu bemerken. Nur an einem Objekte, welches beim Schneiden auseinander fiel, zeigte sich im oberen Sprossstück ein kleiner Gefässstrang, welcher durch die Verwachsungsstelle hindurchführte, dann aber sofort aufhörte. Selbst die sorgfältigste Durchmusterung sämtlicher Schnitte des unteren Sprossstückes zeigte keine Fortsetzung dieser Leitungsbahn. Dagegen waren Anfänge einer Teilungstätigkeit auf einer zu einem Bündelende führenden Linie zu bemerken.

Zwei Exemplare fielen bei Lösung des Verbandes nicht auseinander und erweckten daher den Anschein, als ob eine Ausbildung der Verbindungsbahn bereits erfolgt sei. Nach Durchmusterung der ganzen Serie von Längsschnitten, in welche diese Objekte zerlegt waren, ergab sich aber, dass Gefässstränge noch nicht vorhanden waren. Der eine mediane also gerade durch die Mitte des Stämmchens und das Loch der Glimmerplatte führende Längsschnitt zeigte eine regelrechte Verwachsung der durch das Loch in Kontakt getretenen Markzellen des oberen Sprossteiles mit denen des unteren. An dieser Verwachsung waren entsprechend der Enge dieses Loches auf jeder Seite nur wenige, etwa sieben bis acht Zellen beteiligt. Bei genauer mikroskopischer Betrachtung dieses Schnittes zeigte sich aber doch eine Veränderung in einem Teil der Markzelle. Denn es hoben sich von den übrigen Zellen des Markes, welche von weiten Interzellularen begrenzt waren, bei einem Exemplar ein Strang, bei dem anderen Exemplare zwei Züge von zwei bis drei Zellen Breite hervor, bei denen die Interzellularen verschwunden waren. Diese Zellzüge gingen von Stellen der Bündel aus, welche sechs bis acht Zellen weit von der Schnittfläche entfernt lagen und steuerten direkt auf die Verwachsungsstelle, d. h. die z. Z. einzige Stelle der Wundfläche zu, an welcher zwar Zellwachstum aber ebenfalls noch keine Teilungstätigkeit eingesetzt hatte. Unterhalb dieses Loches im unteren Sprossteil waren derartige Anfänge einer Neubildungstätigkeit noch nicht wahrzunehmen. Dagegen war ein schwacher Beginn von netzförmigen Verdickungen in den obersten direkt an die Gefässbündel ansetzenden Zellen eines dieser Stränge zu bemerken.

* * *

Unsere Transplantationsversuche mit Einschaltung von durchlochten Glimmerplatten zeigen, dass eine Ausbildung von Gefässverbindungen auch dann noch erfolgt, wenn nur wenige vom Bündelende relativ weit entfernte Zellen die Kontinuität mit dem unteren

Sprossteil herstellen. Diese Tatsache bestätigt unsere anfangs geäusserte Annahme, dass auch die Ausbreitung des in Betracht kommenden Reizes nicht an eine bestimmte Richtung gebunden ist, sondern diffus durch das ganze parenchymatische Gewebe erfolgen kann. Je direkter allerdings der Reiz das basale Bündelende erreicht, desto eher und leichter wird naturgemäss die Auslösung der Reaktion vor sich gehen können; das zeigen übereinstimmend alle unsere Versuche. Und ferner machen die zuletzt mitgeteilten Befunde es wahrscheinlich, dass die Ausdifferenzierung der Gefässbahnen des oberen Sprossteiles und ihre Lenkung nach der Kontaktstelle hin erst in dem Augenblicke beginnt, wo eine Verwachsung der sich dort berührenden Zellen durch das Loch hindurch erfolgt ist.

2. Die Natur des Reizes.

Die zuletzt genannte Tatsache könnte nun den Anschein erwecken, als ob die Wiederherstellung der lebendigen Kontinuität zwischen beiden Sprossteilen den Anlass zur Ausdifferenzierung der Verbindungsstränge gäbe. Damit würden wir aber wieder zu der Annahme gezwungen, dass die Auslösung der Reaktion an das Zustandekommen von nicht definierbaren Wechselwirkungen zwischen beiden Bündelenden geknüpft ist. Nun darf aber nicht übersehen werden, dass durch die erfolgte Verwachsung auch die Wiederherstellung des bisher gestörten Stoff- wie Wasserverkehrs zwischen beiden Sprossteilen ermöglicht wird. Hierdurch können aber ebenfalls Faktoren geschaffen sein, welche die Ausbildung und Lenkung der Verbindungsstränge beeinflussen.[1])

Von den angedeuteten Faktoren wird vermutlich dem Verkehr der plastischen Stoffe keine wesentliche Bedeutung beizumessen sein. Dies lässt sich wohl schon aus der Tatsche ableiten, dass die ihrer Leitung dienenden Bahnen erst sehr spät und in geringer Menge angelegt werden. Anders liegt jedoch die Sachlage bezüglich des Wasserverkehrs. Diese Funktion wird durch die Durchtrennung der Leitungsbahnen doch in erster Linie gestört, und es ist daher naheliegend, dass auch sie den Anreiz zur Beseitigung dieser Störung gibt. Auch bei dem normalen Dickenwachstum ist die Quantität der Gefässbildung häufig mit der Grösse der Wasserbewegung in Zusammenhang gebracht worden. Ich will jedoch auf diesbezügliche Ansichten hier nicht eingehen, zumal sie erst vor kurzem von Winkler[2]) im Zusammenhang dargestellt und diskutiert sind.

1) Vgl. z. B. Pfeffer, Pflanzenphysiologie Bd. II, 1904. S. 203. Anm.
2) Jahrb. für wissensch. Botanik Bd. 45, 1908, S. 65 ff.

Vielmehr möchte ich mich direkt unseren Objekten zuwenden und hier feststellen, in welcher Weise die Wasserbewegung als Reiz auf die Lenkung und Ausdifferenzierung der Verbindungsstränge wirken könnte.

Betrachten wir zuerst die Wasserverteilung, welche sich infolge der Durchschneidung einer einzelnen isoliert liegenden Leitungsbahn für die umliegenden Gewebe ergibt. Sehr bald nach der Verletzung wird sich in dem Gewebe oberhalb der Durchtrennungsstelle ein Wassermangel fühlbar machen, da der ihn durchziehende Gefässstrang kein Wasser mehr abgeben kann. Das Aussehen des betreffenden Sprossteils bestätigt bereits auf den ersten Blick diese Sachlage. — Dagegen ist im unteren Sprossteil hinreichend Wasser vorhanden. Denn von dem angeschnittenen apikalen Bündelende aus wird nach erfolgter Schliessung der Wundstelle durch Callusgewebe und dem hierdurch bedingtem Aufhören des Blutens das Wasser in die umgebenden Gewebe gepresst. Vorausgesetzt nun, dass diese letzteren Gewebe aus gleich durchlässigen Parenchymzellen bestehen, muss von dem Bündelende her ein ziemlich gleichmässiger Wasserabfall in diesem Gewebe zustande kommen. Dieses Wassergefälle wird sich allmählich auch an dem basalen Bündelende bemerkbar machen, welches inzwischen infolge innerer Bedingungen mit der Neubildung von Gefässzellen begonnen hat. Auf diese Neubildungstätigkeit könnte die Wasserverteilung als Reiz nun insofern einwirken, als von den dem Bündelende anliegenden Zellen immer nur diejenigen zu Tracheiden resp. Tracheen umgewandelt werden, welche den grössten Wassergehalt besitzen. Ebenso werden auch diese Zellen am ehesten zur weiteren Teilungstätigkeit angeregt. So kommt es allmählich zur Bildung eines Gefässstranges, welcher sich dem Wassergefälle entgegenschiebt, bis die den grössten Wassergehalt aufweisenden dem apikalen Bündelende anliegenden Zellen erreicht sind. Es läge demnach hier eine Reizwirkung vor, welche mit den Tropismen, speziell dem Hydrotropismus, zu vergleichen wäre.

Auf die gleiche Art wäre z. B. auch die Lenkung der Gefässverbindungen zu erklären, deren gradliniger Verlauf durch Einschaltung von Hindernissen ausgeschlossen ist. Betrachten wir den kompliziertesten Fall, unsern Glimmerplättchenversuch, in welchem nur durch ein kleines Loch die Kontinuität zwischen beiden Sprossstücken aufrecht erhalten wurde. Hier wird nach erfolgter Verwachsung das Wasser durch die eine Öffnung in das obere wasserarme Sprossstück eingepresst. Von dieser Stelle aus findet also ein gleichmässiger Wasserabfall in zentrifugaler Richtung statt und dementsprechend rücken auch die Gefässstränge zentripetal auf dies Loch zu. Sind die Verbindungsstränge nun dort angelangt und in das untere Sprosstück eingetreten, so wenden sie sich wieder dem

von den einzelnen Bündeln her nach der Mitte des Markes zu gerichteten Wassergefälle entgegen und gelangen so zu den apikalen Enden der Gefässbündel.

Der Anschluss der basalen Bündelenden an die intakten Leitungsbahnen bietet insofern ein anderes Bild, als diese letzteren geringere Wassermengen in die umgebenden Gewebe austreten lassen wie die apikalen Bündelenden. Aber trotzem muss ein Wassergefälle in den umgebenden Parenchymzellen auch hier bestehen und dies von den in der Entwickelung begriffenen Anschlussbahnen wahrgenommen werden. Niemals findet man Anschlüsse, welche nach entgegengesetzten Seiten auf angeschnittene Bündel zu gewachsen sind. Dass jedoch das in der Umgebung der intakten Gefässbündel entstehende Wassergefälle weniger scharf ausgeprägt sein muss, erhellt schon aus der Tatsache, dass, wenn gleichzeitig apikale Bündelenden in nicht zu grosser Entfernung vorhanden sind, diese von dem Verbindungsstrange stets bevorzugt werden, auch wenn er seinen Weg dicht am intakten Bündel vorüber nehmen muss. Derartige Fälle waren besonders schön an eingeschnittenen Stämmchen zu beobachten, bei denen Verbindungen zwischen zwei Bündelenden sowohl, wie zwischen basalen Enden und intakten Bündeln häufig gleichzeitig vorkamen.

Auch auf die Angliederung der Sprossanlagen im Callus, sowie ganzer isoliert liegender Calluspartien, wie wir sie früher bei der Betrachtung des Markcallus der *Populus*-Stecklinge kennen lernten, liesse sich unsere Annahme leicht ausdehnen. Vorausgesetzt, dass hier die Gefässe in der Umgebung der Markkrone noch völlig funktionstüchtig sind, könnten diese den Markcallus mit Wasser versorgen. Das scheint jedoch bei älteren Stecklingen nicht mehr der Fall zu sein und deshalb erfolgt auch keine eigentliche Verbindung des Wundholzes resp. der Sprossanlagen mit diesen Gefässen. Wird nun in der früher beschriebenen Weise eine Verbindung der Cambialregion mit dem Marke geschaffen, so dringt aus den Gefässen, welche in die Callusröhre hineinragen (vgl. Fig. 7 bei *E.*) Wasser in das Mark, und es kommt in letzterem nach dem Callus hin wieder ein Wasserabfall zustande. Dieser wirkt nun in gleicher Weise auf die am Fusse einer Sprossanlage befindlichen oder isoliert liegenden Gefässkomplexe, wie auf die Basalenden angeschnittener Bündel; in beiden Fällen wird die Ausdifferenzierung der Verbindungsstränge, sowie ihre Orientierung veranlasst.

* * *

Der im Vorhergehenden dargelegte Erklärungsversuch für die Lenkung und Ausdifferenzierung der Gefässverbindungen bedarf einer experimentellen Bestätigung, wenn er nicht eine Hypothese

bleiben soll. Es musste versucht werden, ähnliche Verhältnisse, wie dort angenommen, in Sprossteilen herzustellen, dabei aber die Kontinuität der lebenden Zellen zwischen den in Betracht kommenden Bündeln auszuschalten. Die hierauf abzielenden Versuche führten bisher leider zu keinem Resultate, und ich muss mir daher vorbehalten, diese wie eine Reihe anschliessender Fragen weiter zu verfolgen. Doch soll die betreffende Versuchsanstellung wenigstens in Kürze genannt werden.

Zur Anwendung kam das Transplantationsverfahren mit der Modifikation, dass die Kontinuität beider Sprossteile durch die Einschaltung von Zwischenlagen verhindert wurde, welche der Wasserbewegung kein Hemmnis boten. Diese Zwischenlagen bestanden in abgezogenen Epidermisstreifen junger Zwiebelschuppen, welche durch vorherige Behandlung mit schwacher Kalilauge von ihrer Cutinisierung möglichst befreit und durch darauf folgendes Einlegen in Alkohol für den Gebrauch konserviert wurden. Lässt man derartige Zwiebelhäutchen völlig abtrocknen und spannt sie dann über die Schnittfläche abgeschnittener stark blutender Stämmchen von *Achyranthes* und *Coleus*, so kann man sofort das Wasser durch die Häutchen hindurchtreten sehen, also überzeugt sein, dass sie der Wasserbewegung kein Hindernis bieten.

Für die Versuche wurden wieder kräftige in der früher beschriebenen Weise vorbehandelte Pflanzen von *Achyranthes* und *Iresine* benutzt, welche sich so reaktionsfähig erwiesen hatten. Die Pflanzen wurden wieder im jüngsten, grade ausgewachsenen Internodium quer durchschnitten und dann auf die Wundfläche der angeschnittenen Stämmchen ein präpariertes Zwiebelhäutchen ausgebreitet, dessen Intaktsein vorher durch mikroskopische Untersuchung festgestellt war. Über dieses Häutchen kam dann, um ausserdem den Wasserdurchtritt zu lokalisieren, eine durchlochte Glimmerplatte, deren Öffnung dem Durchmesser des Markes gleich war. Hierauf wurde das obere Stammstück vorsichtig aufgesetzt und in der früher beschriebenen Weise mittels zweier Hölzchen und Bast befestigt.

An den so behandelten Versuchspflanzen blieben die oberen Sprossteile anfänglich relativ stark turgescent und zeigten auch eine geringe Neubildungstätigkeit an der Schnittfläche. Dann aber welkten sie und gingen nach drei bis vier Wochen zugrunde. Nur in drei Fällen, in welchen absichtlich mit kleinen Löchern versehene Zwiebelhäutchen benutzt wurden, konnte nach Ablauf von vier Wochen ein Weiterwachsen beobachtet werden. Die mikroskopische Untersuchung ergab das Vorhandensein von Anschlussbahnen, welche durch die durchlochte Stelle der Häutchen hindurchführten.

Aus den zuletzt mitgeteilten Versuchen scheint mit einiger Deutlichkeit hervorzugehen, dass die Wasserbewegung nicht den

Anstoss zur Ausdifferenzierung der Anschlussbahnen zwischen den transplantierten Sprossstücken geben kann. Vielmehr deuten grade die letzten Erfahrungen darauf hin, dass die Kontinuität der lebenden Zellen hierzu notwendig ist. Denn sobald diese letztere auch nur lokal hergestellt ist, erfolgt eine Bildung von Gefässanschlüssen durch den Berührungspunkt hindurch, sofern das obere Sprossstück noch aktionsfähig war.

Nun leidet aber die beschriebene Versuchsanstellung unter gewissen Übelständen, welche bisher nicht beseitigt werden konnten. Denn einmal bleiben schon die Häutchen nicht während der ganzen Versuchszeit unverändert durchlässig. Dann findet aber vor allem allmählich eine Veränderung der Wundfläche statt, indem sich Korkgewebe bildet. Da aber die Reaktion am basalen Bündelende nicht sogleich, sondern in diesem Falle erst nach ein bis zwei Wochen beginnt, so ist dann das Korkgewebe bereits so stark, dass ein Wasserdurchtritt kaum noch möglich ist. Der mitgeteilte Versuch kann demnach nicht gegen die Annahme sprechen, dass die früher gekennzeichnete Art der Wasserbewegung den Reiz für die Lenkung und Ausdifferenzierung der Gefässverbindungen darstellt, und man darf sich deshalb auch nicht der Hoffnung verschliessen, dass es weiteren Bemühungen gelingen wird, eine experimentelle Bestätigung für unsere Annahme zu erbringen.

Leipzig, Botanisches Institut, Januar 1908.

Verzeichnis der Pflanzennamen.

Register zu Band XXVI.

Wissenschaftliche Abhandlungen.

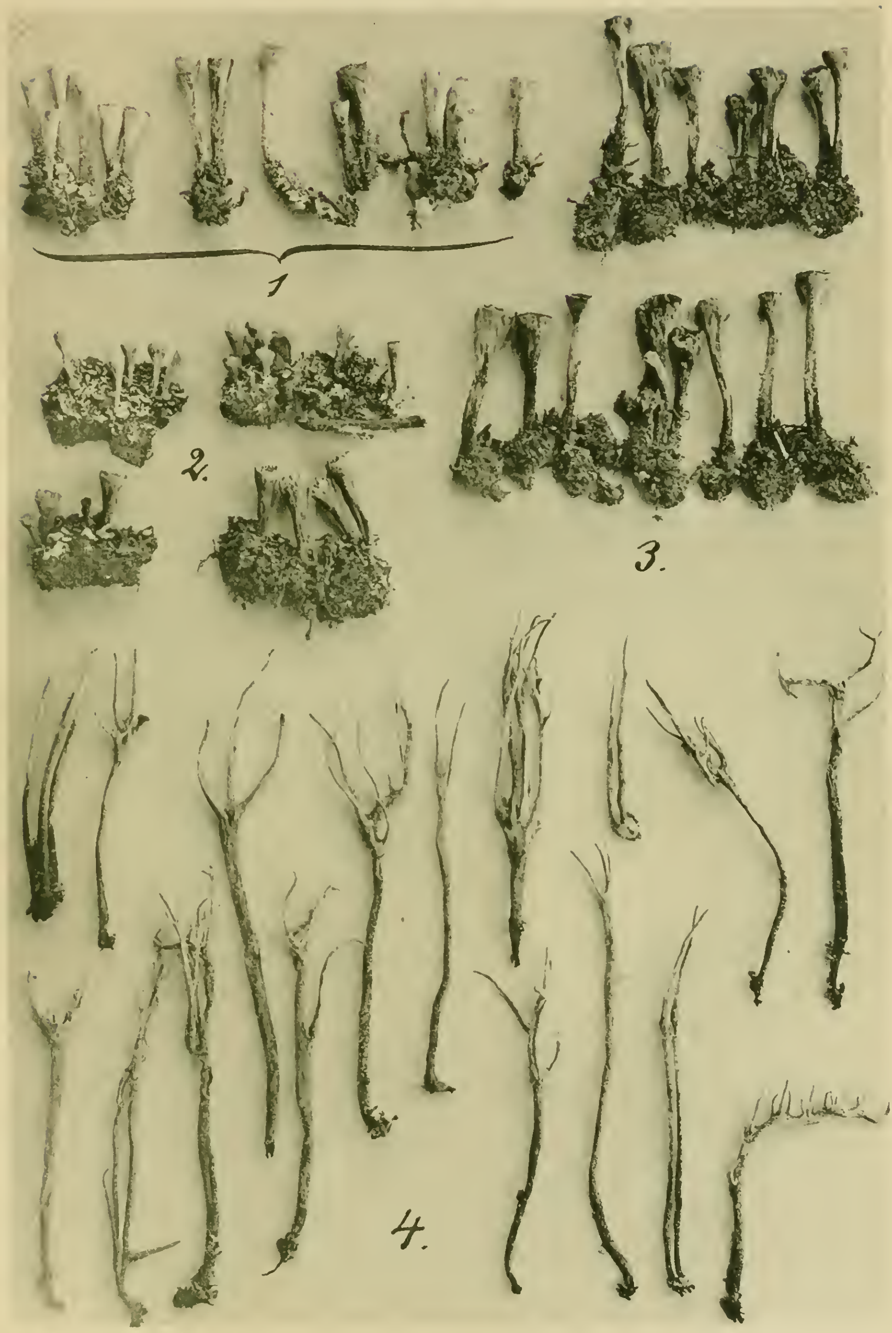
a) In der Reihenfolge der Veröffentlichung geordnet.

b) Alphabetisch nach den Autoren geordnet.

Verzeichnis der Tafeln.

Verzeichnis der Textabbildungen.

Druck von Gebr. Unger in Berlin, Bernburger Str. 30.

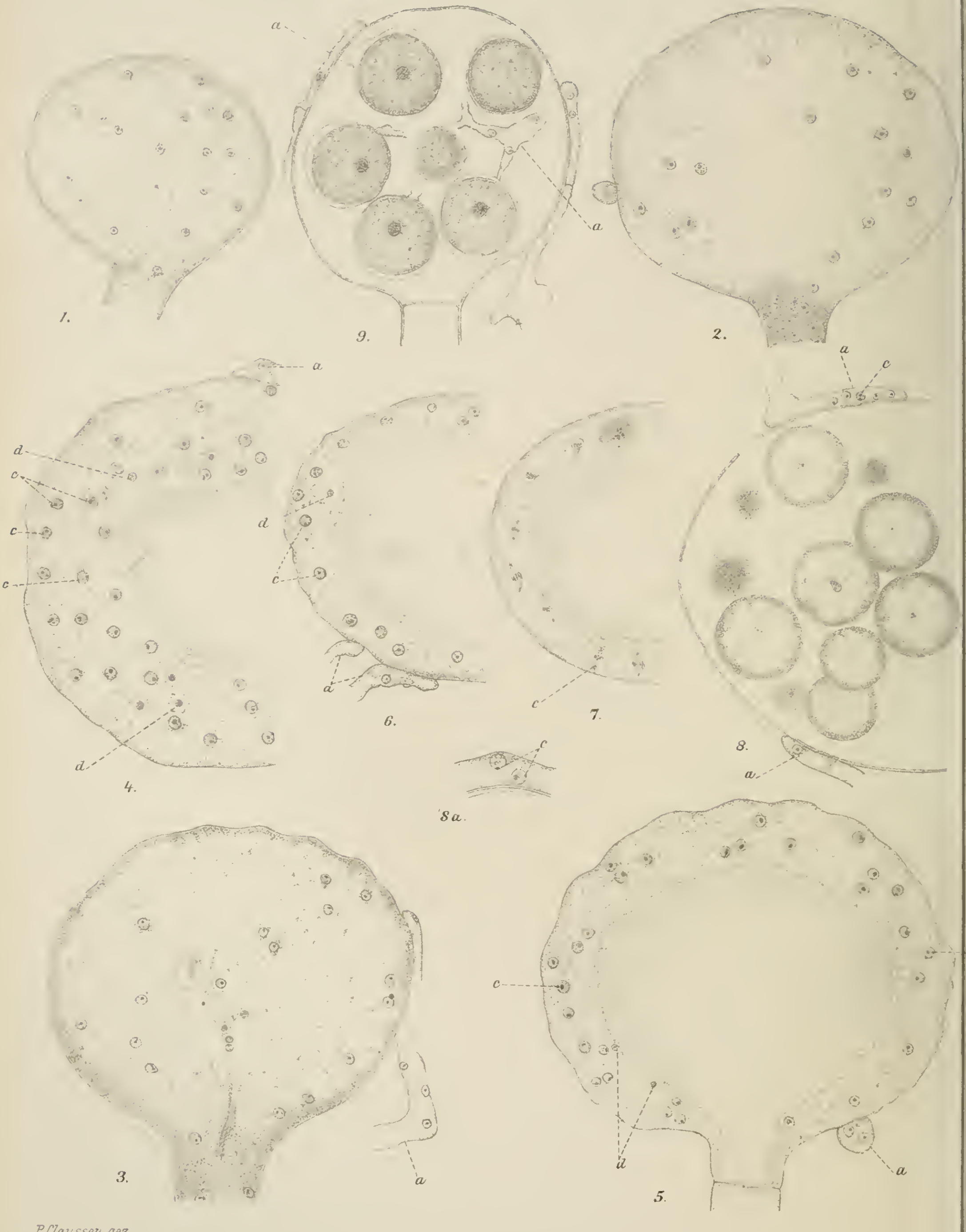

1
2.
3.
4.


1.
2.

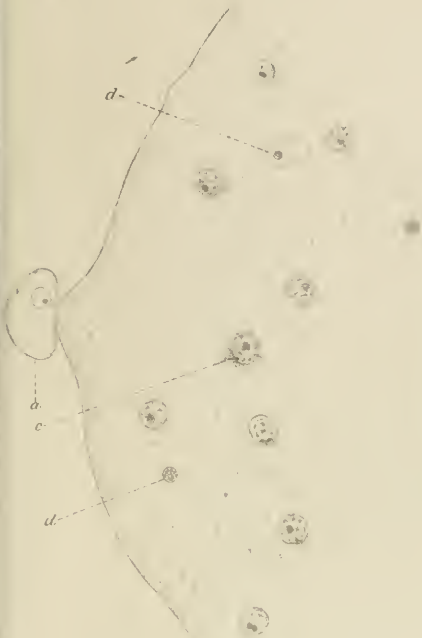

1.
2.
3.
4.
5.


1.
2.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.



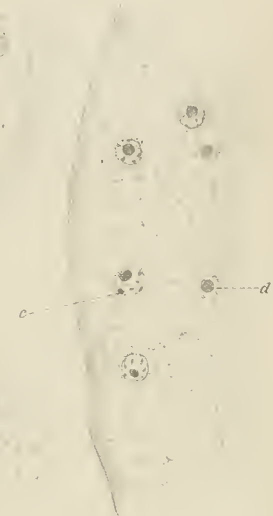
P. Claussen gez.



10.



11.



12.



13.

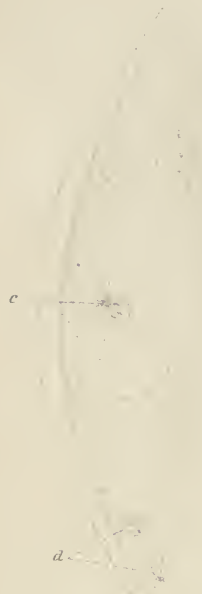


14.

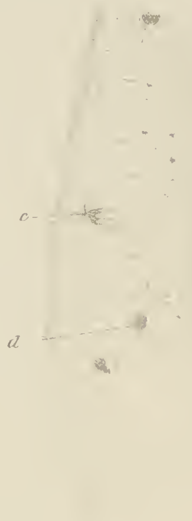


15.

E. ... lith.



16.



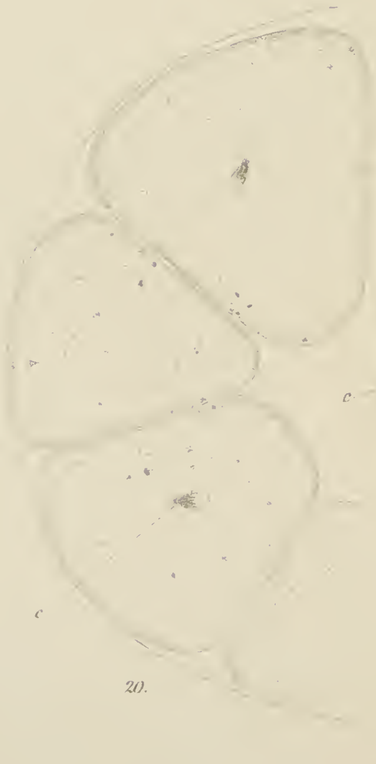
17.



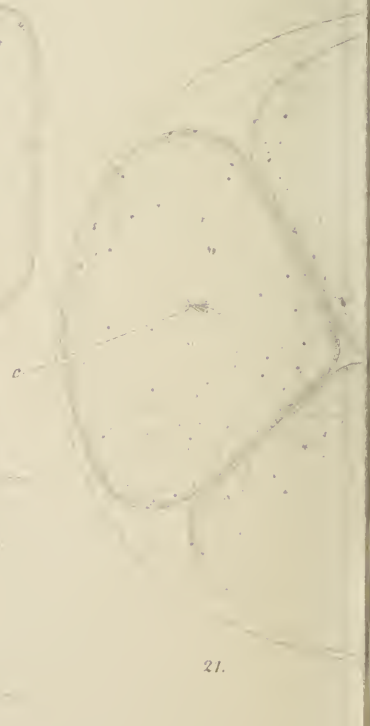
18.



19.



20.



21.

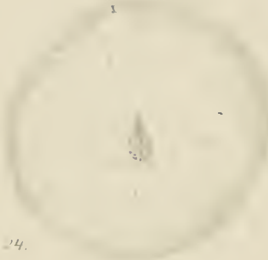
Taf. VII.



22.



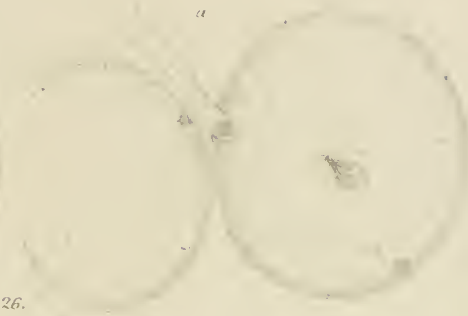
23.



24.



25.



26.



27.



28.



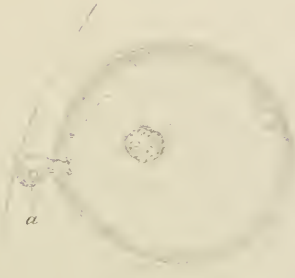
29.



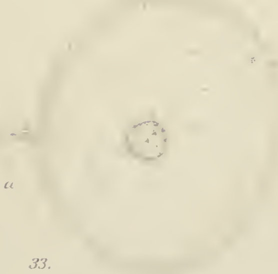
30.



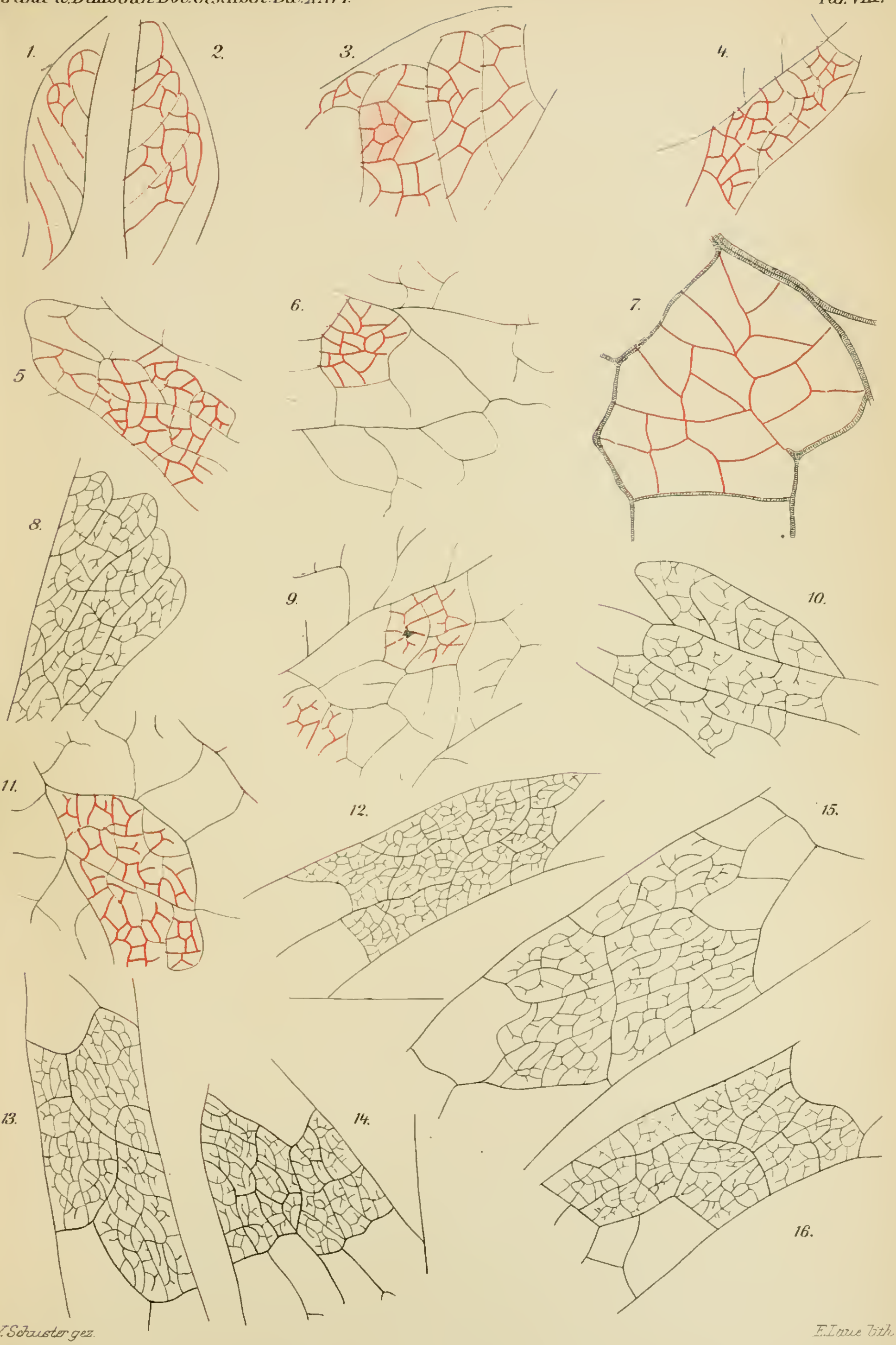
31.



32.

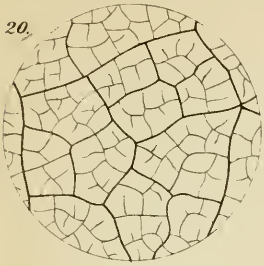


33.

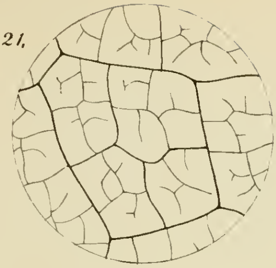


W. Schuster gez. E. Laue lith.

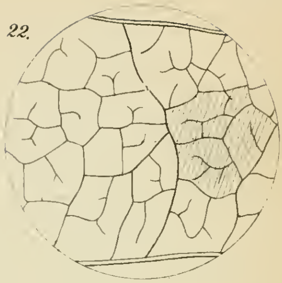
20.



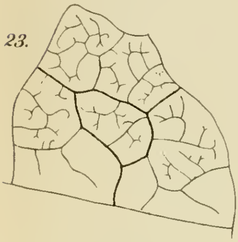
21.



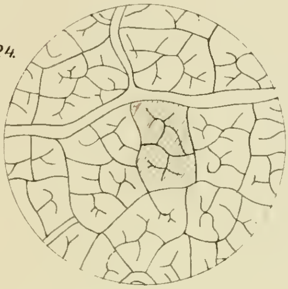
22.



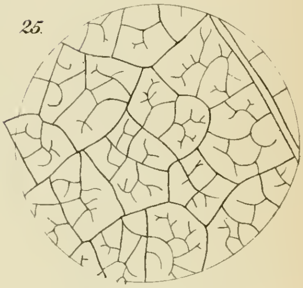
23.



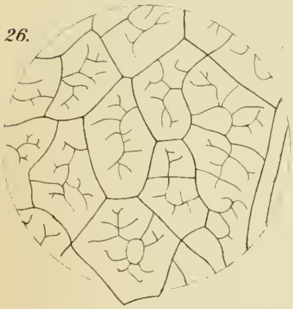
24.



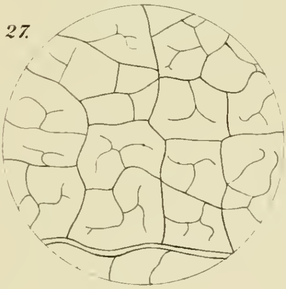
25.



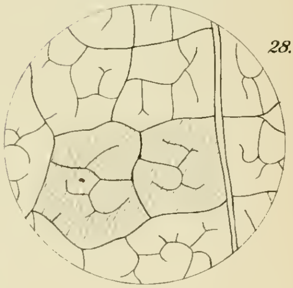
26.



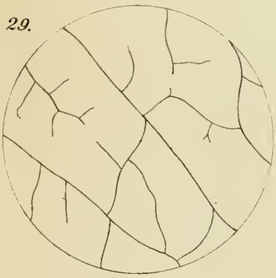
27.



28.



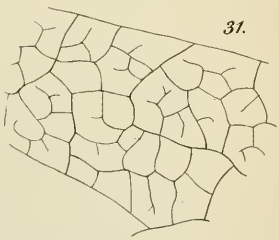
29.



30.



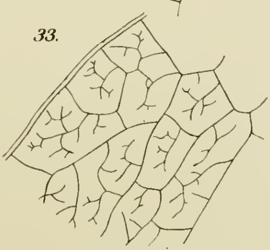
31.



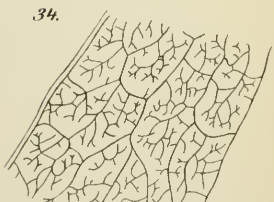
32.



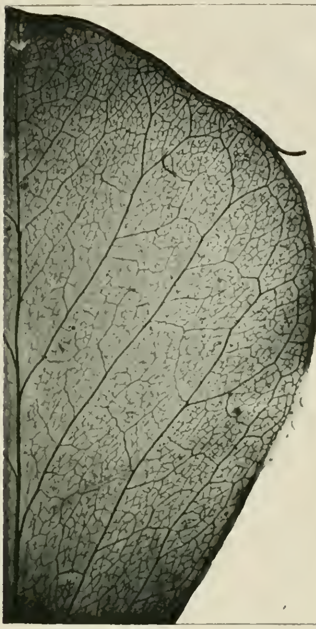
33.



34.



W. Schuster gez. E. Laue lith.



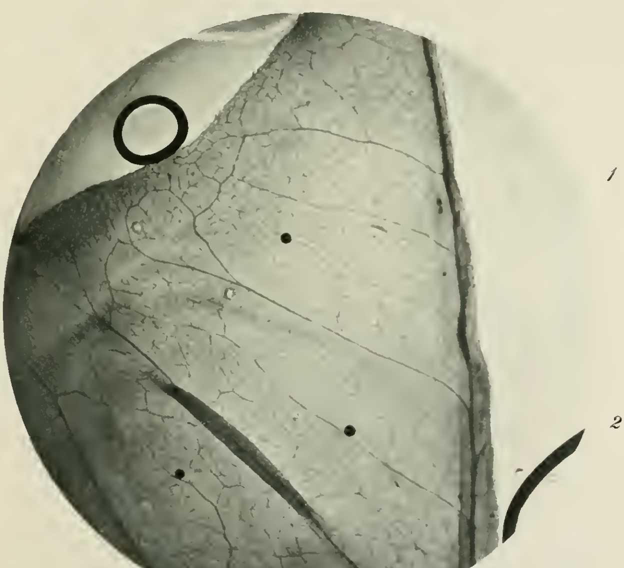
17



18

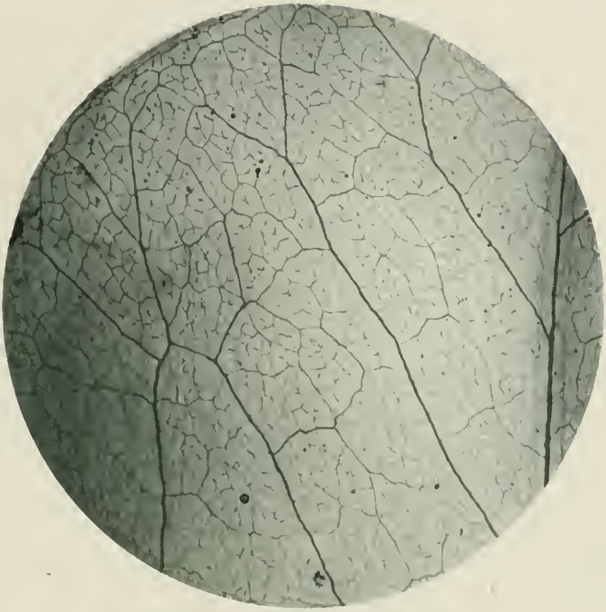


19



35

W. Schuster phot.



36

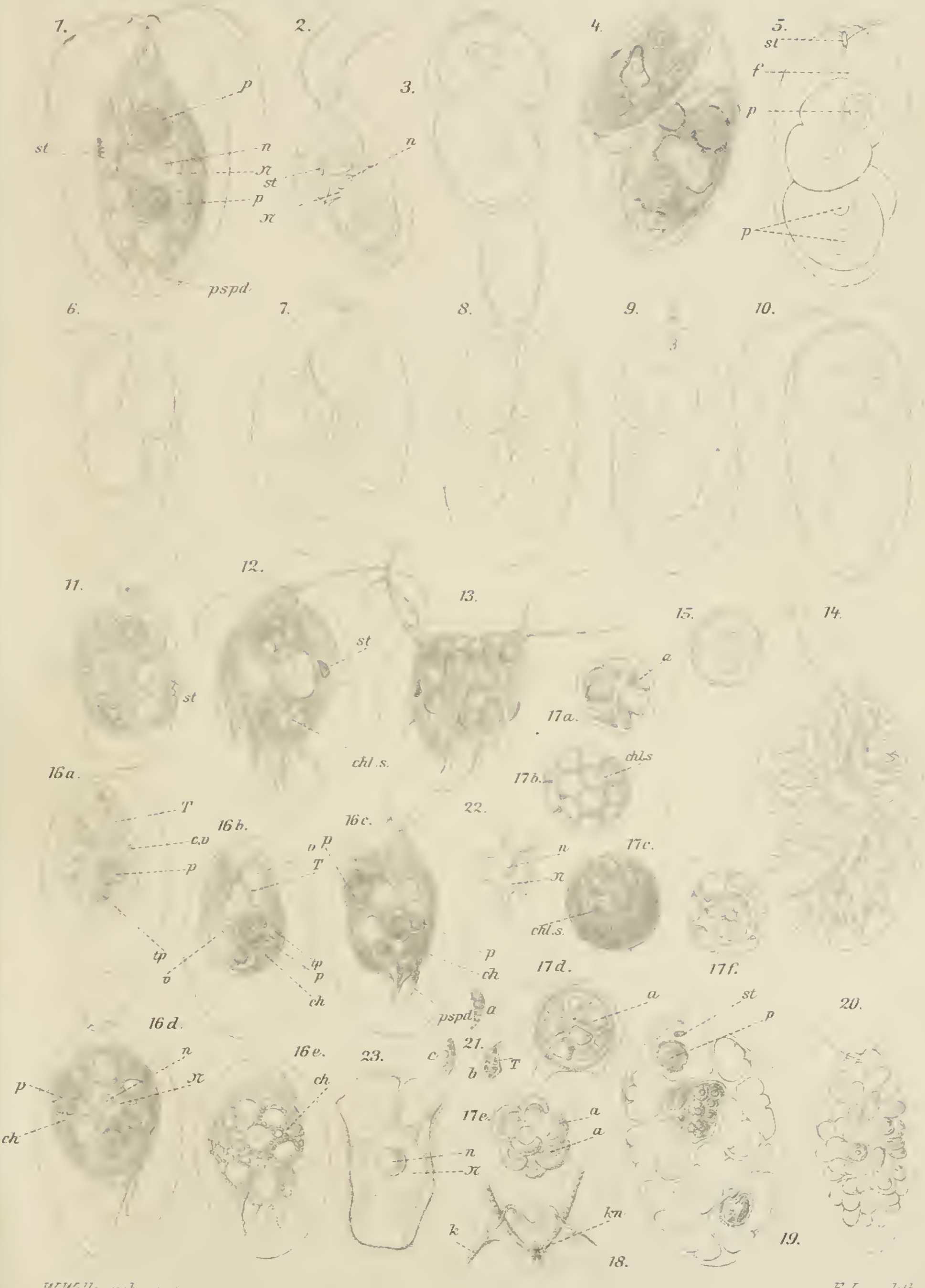


37

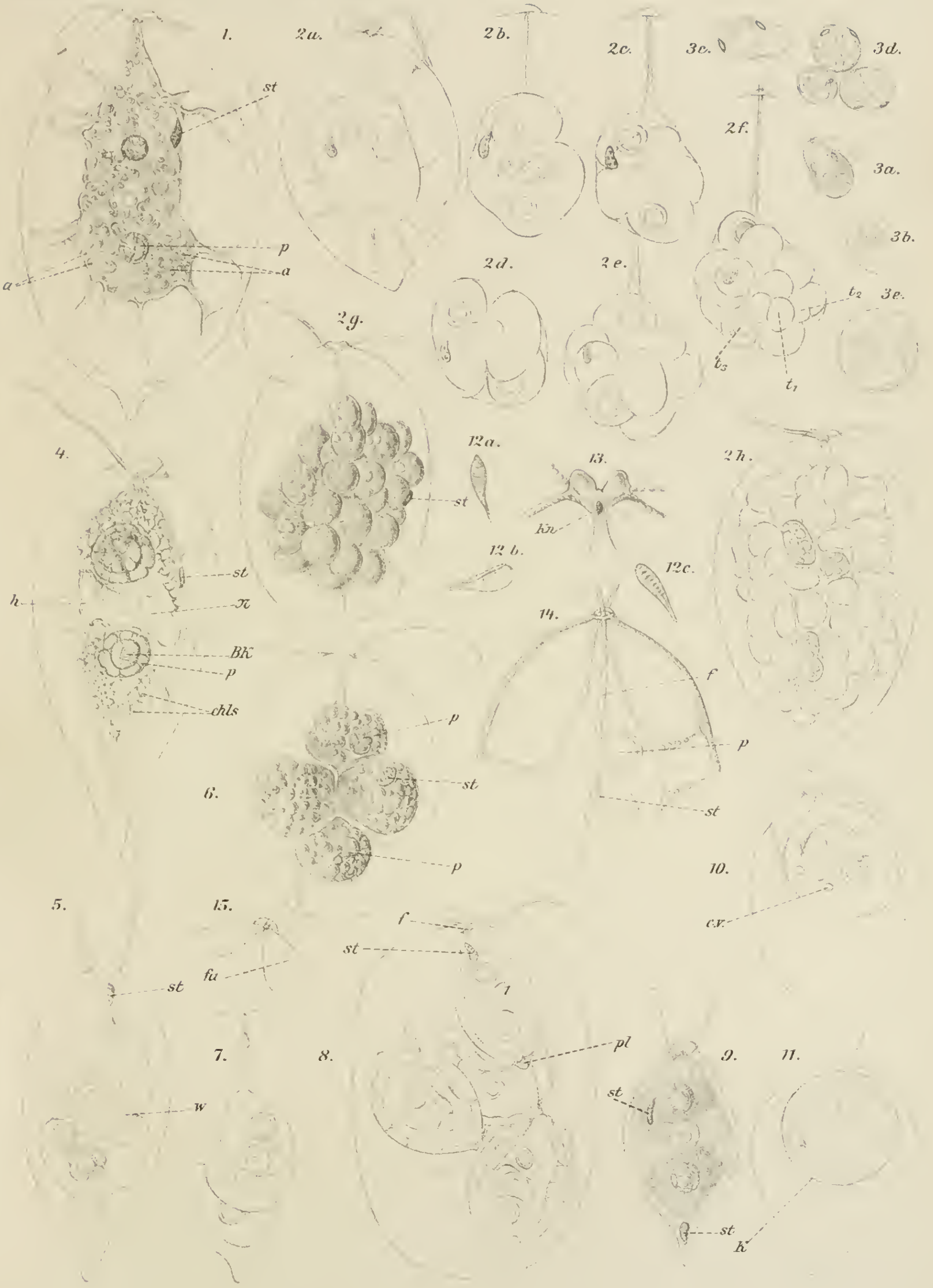
Schuster phot.



W. Wollenweber gez. E. Laue lith.



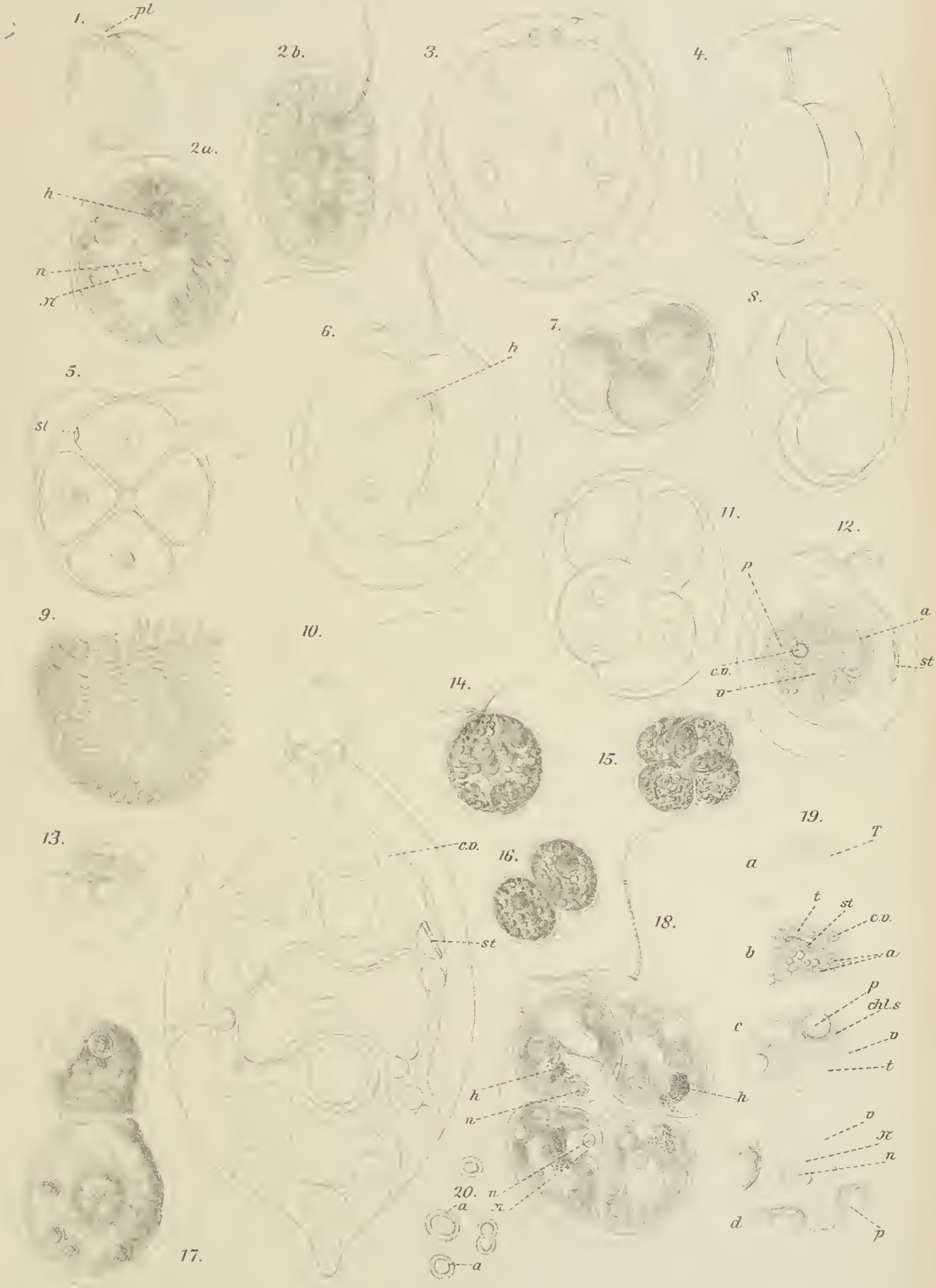
W. Wollenweber gez. E. Laue lith.



W. Wollenweber gez. E. Laue lith.

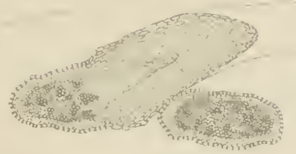


W. Wollenweber gez. E. Laue lith.

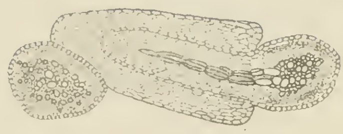


W. Wollenweber gez. E. Laue lith.

1.



2.



3.



4.



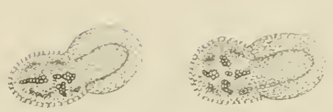
5.



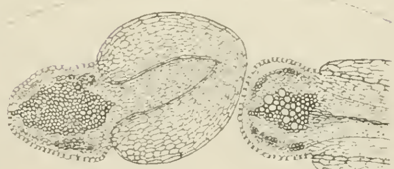
6.



7.



8.

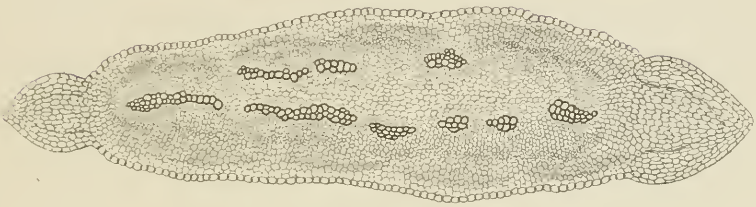


G. Lopriore phot. u. gez.

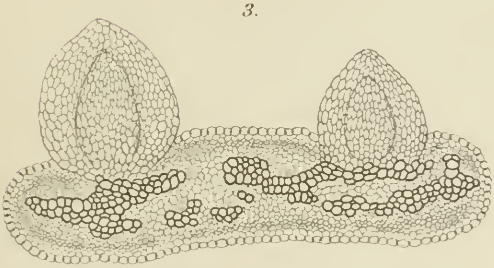
1.



2.



3.



4.



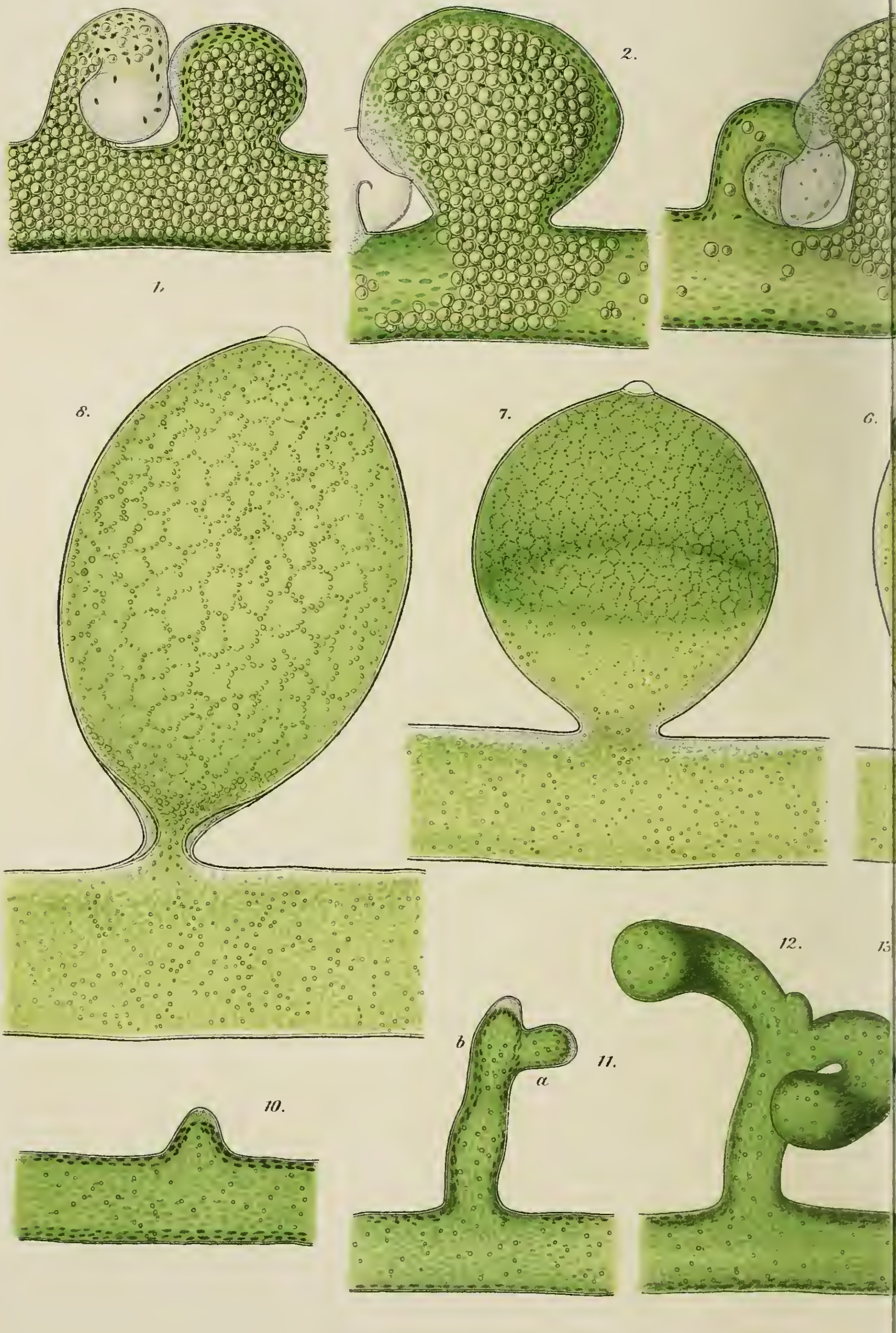
5.

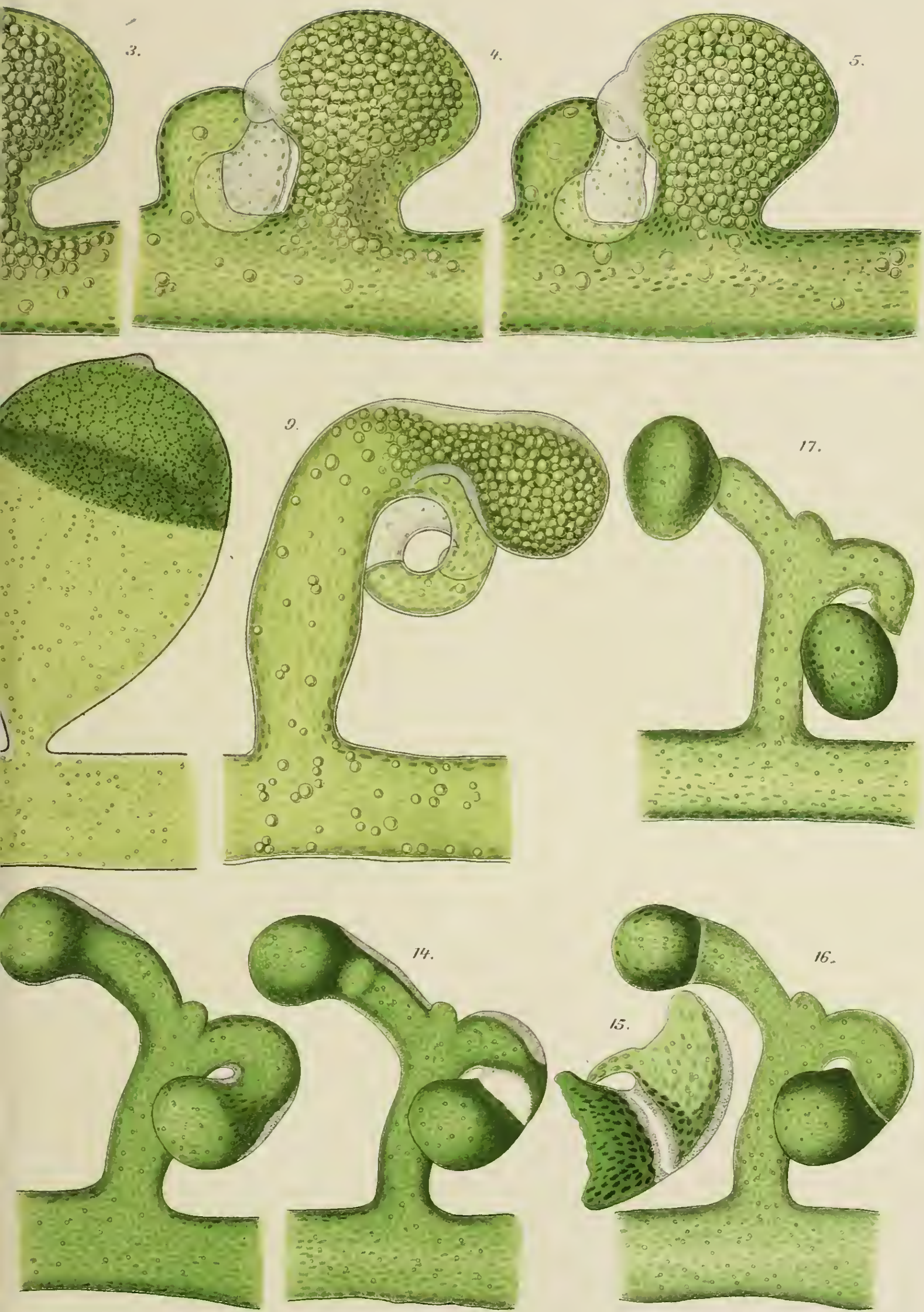


6.



Lopriore phot. u. gez. E. Laue lith.


2.
1.
8.
7.
6.
12.
13
b
11.
a
10.



E. Laue lith.